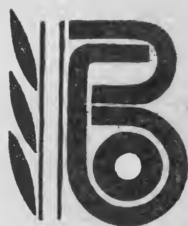
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 73

5

МАЙ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1988

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина, В. В. Крайнева*

Сдано в набор 11.02.88. Подписано к печати 7.05.88. М-38138. Формат бумаги $70 \times 100^1/_{16}$. Бумага книжно-жунальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.30. Усл. кр.-отт. 14.77. Уч.-изд. л. 16.74. Тираж 2305. Тип. зак. 132.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 576.12 : 582.52/.59 : 582.6.9 : 001.2 : (581.481+581.142)

М. М. Лодкина

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ОДНОДОЛЬНЫХ И ДВУДОЛЬНЫХ ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ЗАРОДЫША И ПРОРОСТКОВ [1]

M. M. LODKINA. EVOLUTIONARY RELATIONS BETVEEN MONO- AND DICOTYLEDONS BASED ON EMBRYO AND SEEDLING INVESTIGATION

Тщательно изучены имеющиеся в литературе изображения зародышей нимфейных и лотоса (1901—1981 гг.) и проведено сопоставление их с собственными и литературными данными о проростках. Получены свидетельства очередного способа заложения двух семядолей у нимфейных (по типу заложения листьев у однодольных) и выделены две тенденции: к сближению двух семядольных узлов, вплоть до мутовчатой двусемядольности, и к превращению второй семядоли в колеоптиль. Эти наблюдения наводят на мысль, что оба вышеназванные процесса и утрата второго семядольного узла могли быть путями становления одно- и двусемядольных зародышей в эволюции и что анцестральным типом строения зародыша мог быть зародыш с двумя очередными семядолями. На этом основании обсуждаются филогенетические отношения одно- и двудольных.

Вопрос о том, почему в зародыше однодольных образуется только одна семядоля и как сложилась эта структурная особенность, отличающая целый класс цветковых растений, до настоящего времени не перестает тревожить морфологов, эмбриологов и анатомов. В течение многих лет предпринимаются попытки найти на него ответ, используются разные подходы, но до сих пор он остается нерешенным. В связи с этим любой новый подход к изучению природы однодольности представляется полезным. Прежде чем обратиться непосредственно к этой проблеме, следует сказать несколько слов о тех представлениях о зародыше, которые послужили отправной позицией для всего последующего рассмотрения.

Зародыш — зачаток растения, еще не способный к самостоятельному образу жизни, питающийся за счет резервов материнского растения и укрытый теми или иными органами либо тканями последнего. У семенных растений зародыш совершает свое развитие внутри семени и имеет структурные и физиологические приспособления именно к этим внутрисеменным условиям. Развитие зародыша прерывается покоем в связи с диссеминацией и сопутствующим ей обезвоживанием. Момент наступления покоя зависит от видовой принадлежности, т. е. наследственно закреплен. В случаях раннего вступления в покой возможно продолжение развития зародыша при выходе из этого состояния перед прорастанием. Поэтому для характеристики зародыша недостаточно отметить, каков он в развивающемся и зрелом семени. Гораздо важнее выяснить, каков он перед прорастанием, а в ряде случаев — даже во время прорастания, так как при этом проявляются приспособления к условиям жизни вне связи с материнским растением, заложенные в зародыше. Работа над 1-м томом «Сравнительной ана-

[1] Доложено на заседании ВБО, посвященном 100-летию проф. В. Г. Александрова (19—20 мая 1987 г.).

томии семян» (1985) показала, как мало обращают на это внимания и как остро недостает таких сведений.

Зародыши двудольных не очень разнообразны, строение их относительно просто и, за исключением некоторых специализированных форм, достаточно ясно. Поэтому именно зародыш двудольных послужил эталоном для объяснения строения зародыша однодольных. Это породило предвзятость трактовки и перенос принципа развития зародыша двудольных на развитие зародыша однодольных, что привело, как мы постараемся показать, к ряду ошибок. Так, среди двудольных были обнаружены случаи односемядольности и выяснены процессы, приводившие к такому строению (редукция второй семядоли или слияние двух семядолей в одну). Казалось, что были найдены механизмы становления однодольности вообще. Предпринимались поиски следов этих явлений среди однодольных. Но в итоге последних 20—25 лет исследований зародыша однодольных надежды их обнаружить не оправдались. Случаи «двудольности» у однодольных оказались ложной двудольностью. Стало ясно, что у однодольных становление односемядольности шло по-иному.

В поисках другого пути интенсивно исследовали закономерности клеточных делений в проэмбрио, сосредоточивали внимание на изучении положения семядоли относительно оси зародыша, на ее «терминальности» и связанном с этим латеральном «смещении» точки роста побега. В этом усматривались причина односемядольности, механизм ее становления. Данным вопросам посвящены многие работы французской школы эмбриологов (из числа последних лет: Guignard, 1975, 1984a, b; Ly Thi Ba, Guignard, 1979; Jacques-Félix, 1982; Mestre, Guedès, 1983), школы B. Haccius (Haccius, Lakshmanan, 1966), исследования индийских эмбриологов (Swamy, 1963; Lakshmanan, 1972; Karanth et al., 1981; Padhye, Kade, 1982; Shah, 1982, 1983), а также советских (Кудряшов, Савич, 1963; Солнцева, Яковлев, 1964; Яковлев, Солнцева, 1965; Батыгина, 1968, 1974; Batygina, 1969; Терехин, 1984, и др.). Велись исследования и ботаниками иного профиля, строившими свою работу на изучении проводящей системы проростков (Данилова, Соколовская, 1973; Wheeler Hines, Lye, 1975; Philomena, Shah, 1985). Многие из них содержат обзор работ прежних лет, что позволяет не возвращаться к этому вновь. Следует, однако, особо выделить обзоры, содержащиеся в работах Л. В. Кудряшова (1964), М. Ф. Даниловой, Т. Б. Соколовской (1973), и изложение состояния вопроса в словаре к «Сравнительной эмбриологии цветковых» (1981), составленном редактором издания М. С. Яковлевым.

Положение семядоли и точки роста побега относительно оси зародыша необходимо рассмотреть отдельно.

Ограниченность пространства внутри семени требует компактного строения и расположения зародыша, что часто достигается его изгибом. Изгибаться могут семядоли, но нередко изгибается и ось. В итоге морфологическая ось, соединяющая оба полюса зародыша, не всегда совпадает с его геометрической осью. Но не эти изгибы волнуют эмбриологов. Внимание исследователей привлекает «терминальное» положение семядоли и, как говорят, «смещение» точки роста побега в боковое положение. Как это происходит?

Для понимания данного явления рассмотрим принцип заложения и роста листа однодольных. Формирование примордия листа, обычно крупного у однодольных, происходит постепенно, начиная с медианной его части. Клеточные деления, ведущие к разрастанию примордия, распространяются в латеральных направлениях почти по всей окружности апекса, так что основание примордия постепенно охватывает точку роста, в то время как медианная часть интенсивно растет вверх и в толщину. В результате соотношение размеров примордия и оставшейся меристемы таково, что они оказываются расположенными как бы рядом, т. е. апекс находится сбоку от примордия. При таком способе заложения листа не остается пространства для заложения двух примордиев в одной мутовке. После восстановления объема апикальной меристемы тем же способом отчле-

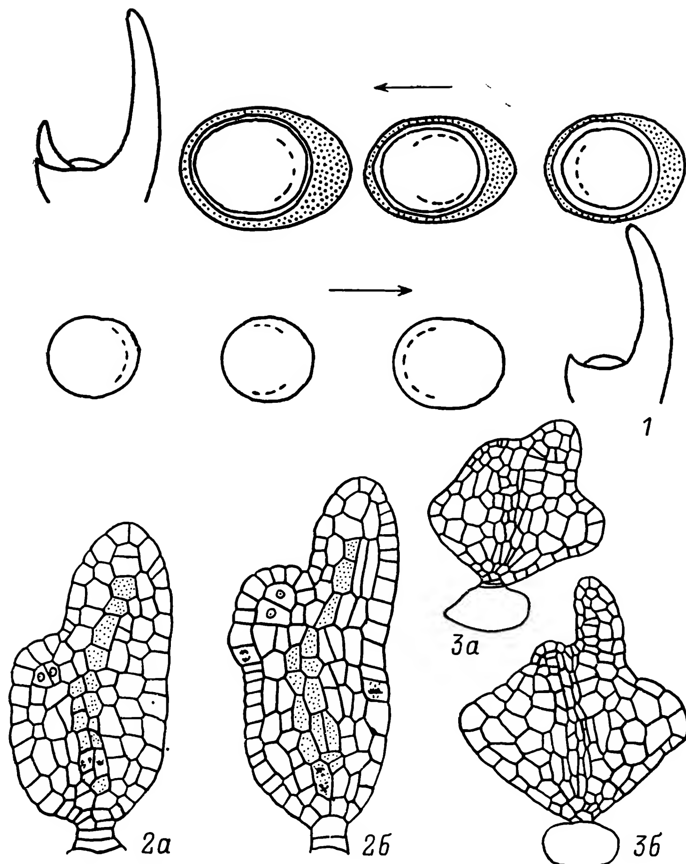


Рис. 1. Способ заложения листьев и семядолей у однодольных.

1 — схема заложения листьев; *2, а, б* — заложения семядоли у *Najas lacerata* (по Swamy, Lakshmanan, 1962, с изм.); *3, а, б* — то же у *Halophila ovata* (по Lakshmanan, 1972).

няется следующий примордий, но с противоположной стороны, и взаимное расположение апекса и примордия меняется на обратное, все перекосы выравниваются (рис. 1, *1*).

Закладка семядоли на апикальном полюсе зародыша происходит в сущности сходным образом. Сначала разрастается ее медианная часть, а краевые зоны приподнимаются постепенно, заключая остаточную меристематическую ткань зародыша, формирующую точку роста побега. При этом на формирование семядольного «примордия» затрачивается основная масса клеточного материала апикальной части зародыша, в связи с чем быстро разрастающаяся семядоля занимает геометрически терминальное положение, а точка роста побега оказывается латеральной (рис. 1, *2, а, б*; *3, а, б*). Смещение точки роста побега в латеральную позицию может усиливаться за счет изгиба оси, что свойственно дифференцирующемуся зародышу многих однодольных, в частности ряда злаков.[2]

[2] Когда рукопись статьи была в печати, вышла в свет книга Т. Б. Батыгиной (Хлебное зерно. Атлас. Л.: Наука, 1987. 102 с.), в которой обсужден этот вопрос, но, к сожалению, весьма непоследовательно. На с. 37 ею принято представление о кажущемся латеральном смещении точки роста в зародыше однодольных, это должно означать, что в действительности такого смещения нет. Однако одновременно смещение точки роста расценивается как путь «эволюционного становления однодольности». Именно такова подпись к рис. 71, объединяющему собственную схему из работы 1974 г. и схему из статьи Guignard (1984a). Таким образом, автор осталась на своих прежних позициях.

Именно это геометрическое (но не морфологическое!) смещение точки роста побега в боковое (по отношению к геометрической оси зародыша) положение породило гипотезу об утрате терминальной почечки и развитии адвентивной почечки сбоку (подобно утрате главного корня и развитию адвентивного у злаков), а также об осевой природе семядоли однодольных (Mestre, Guedès, 1983; Терехин, 1984, и др.). Причем игнорируется совершенно очевидный факт, что апекс побега у всех однодольных полностью охватывается основанием семядоли, находится внутри семядольного влагалища и, следовательно не может считаться морфологически латеральным. Нельзя рассматривать апекс побега у однодольных и как адвентивное образование, так как он возникает на свойственном ему месте — морфологической вершине зародыша и из его апикальных клеток. Все приводимые разными авторами картины «смещения» точки роста побега являются по существу иллюстрацией способа органообразования у однодольных.

При обсуждении вероятности редукции одной из первоначально существовавших двух семядолей, вплоть до полной ее утраты и переувершинивания одной из них, каждая семядоля двудольных и единственная однодольных расценивались как равнозначные структурные элементы. Так ли это?

В связи с поисками новых подходов к решению проблемы однодольности H. Jacques-Félix (1982) сделал заключение, что «семядольные» теории привели эмбриологию к кризису. Однако его высказывание порождает в свою очередь мысль о том, что не в этих теориях дело, а в том, что проблема односемядольности далеко не только эмбриологическая и ее невозможно решить в рамках одной эмбриологии и только ее средствами. Из создавшегося тупика может вывести рассмотрение проблемы в более широком плане с позиций морфологии и с привлечением анатомии, палеоботаники и всего, что достигнуто в области филогении. Поэтому обратимся к некоторым общим особенностям однодольных.

Несмотря на то что наличие одной семядоли дало название всему классу однодольных, односемядольность далеко не единственный и не главный признак этого таксона цветковых растений. Есть много других признаков, относящихся к разным органам и структурам — от строения кончика корня до строения пыльцы, но все они не могут строго разграничить классы одно- и двудольных. В том и другом из них имеется много исключений из правила. А. Л. Тахтаджян (1980) замечает, что здесь важнее сочетание признаков. Однако есть особенность, на которую не обращают должного внимания, — это присущее в полной мере только однодольным двурядно-очередное листорасположение (известно (Carr, 1984), что в противоположность этому у двудольных развитие преимущественно начинается с мутовки и лишь позднее может сменяться очередным).

Очередное заложение листьев как фундаментальное свойство однодольных имеет прямое отношение к односемядольности. Можно даже сказать, что однодольность — следствие его. Достойно удивления, что это обстоятельство не было учтено в многочисленных позднейших гипотезах, предлагаемых для объяснения природы однодольности. Упоминание о нем встретилось только у Кудряшова (1964) и у Даниловой и Соколовской (1973).

На связь односемядольности с очередным листорасположением обратила внимание A. Arber еще в 1925 г. Эту ее работу включают в свои обзоры если не все, то многие (в том числе и современные) исследователи однодольного зародыша, цитируют высказанные ею мысли, но странным образом ее идеи далеко не всеми были оценены по достоинству и остались словесными декларациями.

Отчасти причиной молчаливого неприятия идей Arber могло послужить то, что в поле зрения этой выдающейся исследовательницы не вошел очень важный факт. Семядоли прежде всего тем отличаются от настоящего листа, что их отчленяет не точка роста побега, а тело зародыша, когда уже образовалась эмбриодерма, произошла поляризация зародыша, но еще не совершилась клеточная дифференциация, не вычленились зоны, сохраняющие наибольшую ме-

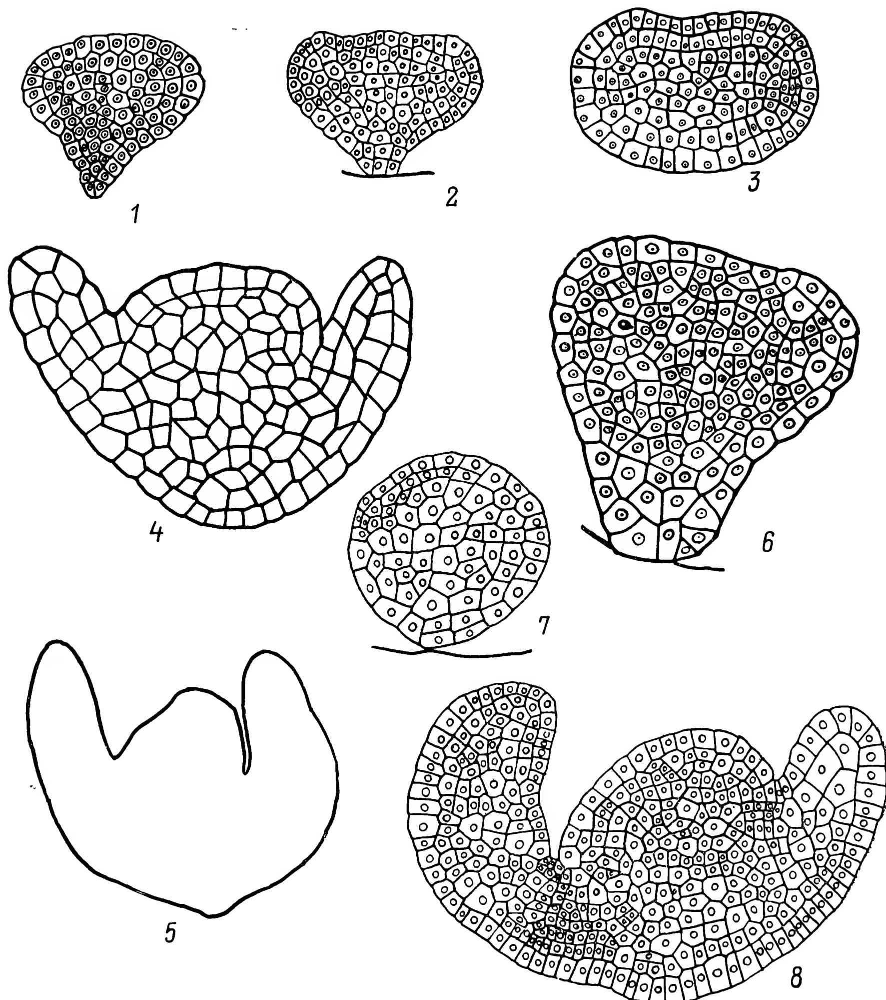


Рис. 2. Неодновременное заложение и неравная величина семядолей у нимфейных.

1—3 — молодые зародыши *Castalia pubescens* в трех взаимно перпендикулярных плоскостях сечения (на *3* видно начало заложения семядоли с одной стороны зародыша); *4, 5* — зародыши *Nymphaea candida*; *6—8* — *N. advena* (на *8* слева — начало интеркалярного роста, создающего шейку семядоли). *1—3, 6* — по Cook, 1906; *4, 5* — по Вальцевой, Савич, 1965; *7, 8* — по Cook, 1902.

ристематичность, не создались специализированные органы роста — точки роста побега и корня, в которых в дальнейшем сосредоточиваются (соответственно) органообразование и гистогенез. В это время весь высокомеристематический зародыш (или по крайней мере его верхняя часть) подобен точке роста. По мере своей дифференциации зародыш утрачивает это свойство точки роста. Поскольку Arber не учитывает данного обстоятельства, то по ее представлению, семядоли это первые листья. Впрочем, такая точка зрения несомненно способствовала тому, что закономерности органообразования побега были распространены ею на зародыш, что сыграло положительную роль.

Исходя из своей не совсем верной посылки (семядоли — первые листья) Arber тем не менее пришла еще к одному очень важному решению: семядоля однодольных не эквивалентна одной из двух семядолей двудольных, и потому вторую семядолю (или ее следы) искать у однодольных бесполезно. Как у двудольных, так и у однодольных в зародыше формируется один узел, сколько бы

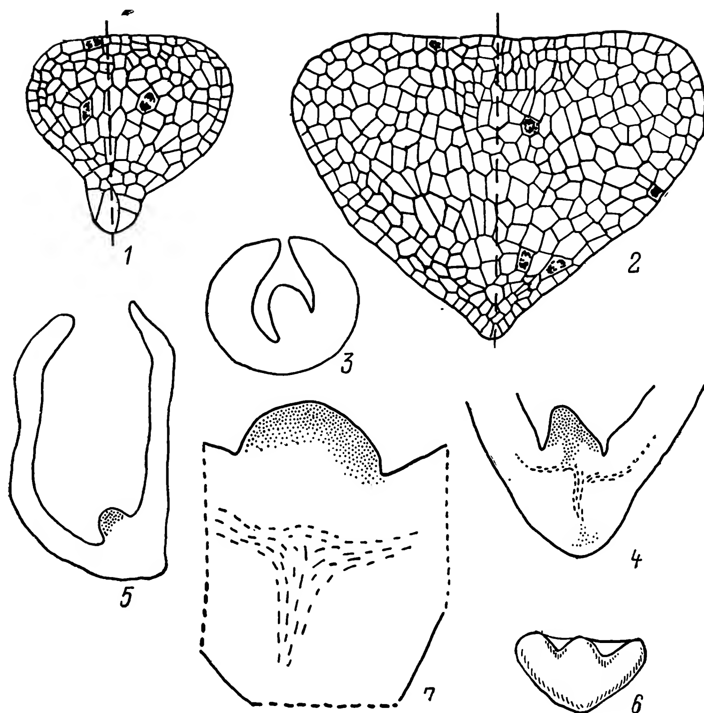


Рис. 3. Зародыш *Nelumbo* с разной степенью сближения семядольных узлов.

1, 2 — зародыш *N. nucifera*, *3—7* — зародыш *N. lutea*. На *1—4* заметны разница величины и различный уровень заложения семядолей; на *5—7* — узлы семядолей сближены. *1, 2* — по Батыгиной, 1981 (штриховая линия проведена автором этой статьи); *3—7* — по Lyon, 1901.

членов ни участвовало в его построении. Если эти важнейшие обстоятельства — очередное листорасположение и образование семядолей до формирования точки роста — не упускать из вида, то многие спорные вопросы найдут свое разрешение.

Сопоставление некоторых фактов, публикацию которых разделяет более 70 лет, позволяет подтвердить и развить идею Arber.

Давно известно, что нимфейные и лотосовые по многим признакам можно было отнести к однодольным, если бы не наличие у них двух семядолей. Однако внимательное изучение изображений зародыша некоторых представителей этих семейств, приводимых рядом исследователей, начиная с H. Lyon (1901) и M. Cook (1902) и кончая авторами «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1981), позволяет утверждать, что эти две семядоли не идентичны двум семядолям двудольных, так как появляются они неодновременно и в очередной последовательности, т. е. по однодольному типу листорасположения (рис. 2; 3, *1—4*). Утверждение Lyon и Cook, что у зародыша нимфейных и лотосовых сначала образуется единый валик одной семядоли, а на нем две ее лопасти, иллюстрированное внешнеморфологическими рисунками, неубедительно, а их же хорошие гистологические рисунки противоречат этому выводу. Другими авторами в последующие годы было окончательно доказано, что у нимфейных и у лотосовых две семядоли (Мейер, 1960; Кудряшов, Савич, 1963; Вальцева, Савич, 1965; Батыгина, 1981).

Очередность заложения семядолей лучше выражена у нимфейных. У лотоса смещение в сторону мутовчатой двусемядольности сильнее. У него еще заметна неодновременность заложения семядолей — у молодого зародыша они разной величины (рис. 3, *1—4*). Однако в пространственном отношении разница в их

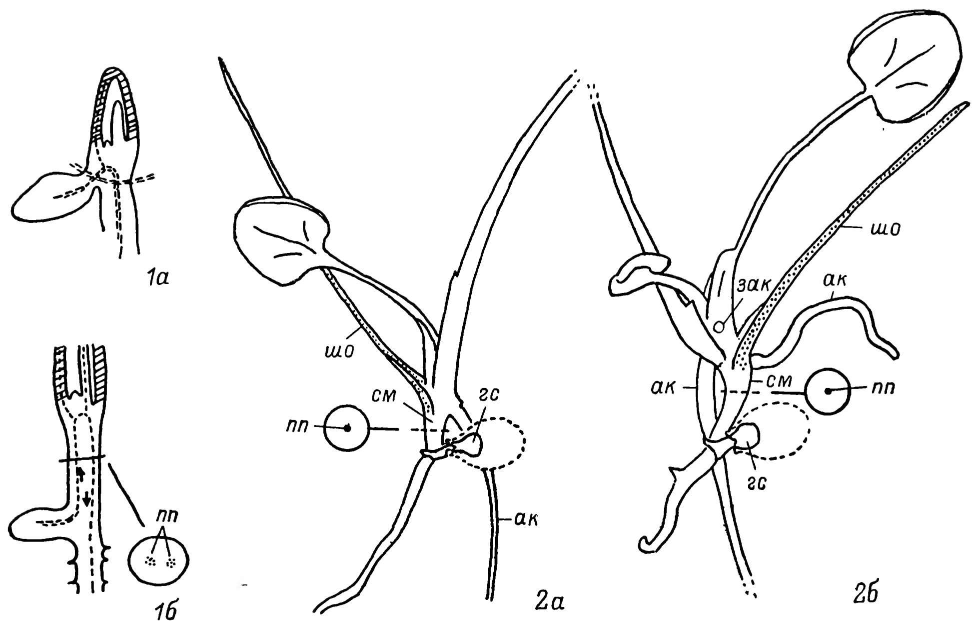


Рис. 4. Проростки представителей осок и нимфейных.

1, а, б — *Carex wallichiana*, штриховыми линиями отмечена зона начала интеркалярного роста в узле и колеоптиль (по Wheeler Haines, Lye, 1975, с изм.); *2, а, б* — *Nymphaea coerulea*; *а* — шиловидный орган (отмечен пунктиром) расположен супротивно по отношению к гаусториальной семядоле; *б* — расположен с той же стороны. Гаусториальная семядоля имеет шейку и полное влагалище. *гс* — гаусториальная семядоля, *шо* — шиловидный орган, *см* — семядольное междоузлие, *ак* — адвентивный корень, *зак* — зачаток адвентивного корня, *пп* — проводящий пучок.

положении минимальна, а иногда практически не различима, настолько они сближены. В связи с этим имеющееся иногда незначительное различие в уровне причленения пучков семядолей к стеле может показаться незаслуживающим внимания. Однако это не так, поскольку у проростка даже самая малая разница делает возможным раздвижение семядольных узлов междоузлием, что имеет место у нимфейных и подтверждает очередность заложения их семядолей. Вместе с тем, судя по рис. 3, *5—7*, можно вполне допустить и случаи полного сближения узлов, исключающего образование междоузлия, так как интеркалярный рост, создающий междоузлие, всегда охватывает весь поперечник оси и не может действовать избирательно в том или ином ее секторе (под одной семядолью в мутовке, например), не приводя к искривлению оси. Необходимо исследование статистически достоверного числа зародышей и проростков лотоса, чтобы убедиться в этом предположении.

Признав присутствие двух семядолей в зародыше, надлежит распознать их и у проростка. Проведенное исследование *Nymphaea coerulea* (поводом для которого послужила работа Wheeler Haines, Lye, 1975) подтвердило, вопреки мнению последних, наличие двух семядолей, разделенных междоузлием. У проростков одна семядоля гаусториальная и остается внутри семени, а другая шиловидная (как у многих однодольных), она выполняет функции колеоптиля и находится на противоположной стороне стебля по отношению к первой семядоле (рис. 4, *2, а*). Она имеет свой узел, отделенный от узла первой семядоли междоузлием, содержащим один прокамбиальный тяж, — мезокотилем в буквальном и точном смысле этого слова. Такое понимание мезокотиля, к сожалению, не принято, но оно хорошо согласовалось бы с терминами «эпикотиль» (надсемядольное колено) и «гипокотиль» (подсемядольное колено).

Заслуживает особого внимания тот факт, что наряду с проростком двусемядольного строения в нашем материале встречались и такие, у которых подобный шиловидный орган был расположен с той же стороны, что и первая семядоля (рис. 4, *2*, *б*). Такое положение уподобляет его колеоптилю других однодольных (осок, злаков). Проростки двух типов описаны также в упомянутой работе Wheeler Haines, K. Lye для *Nymphaea coerulea*, *N. lotus*, *Nuphar luteum* (для *N. lotus* еще и в работе P. A. Philomena, C. K. Shah, 1985), но шиловидный орган в любом его положении обозначен ими на всех рисунках как колеоптиль, с чем нельзя согласиться. Wheeler Haines, Lye не нашли возможным признать его второй семядолей на том основании, что вслед за Lyon (1901) и Cook (1902, 1906) они считают семядоли нимфейных и лотоса одной двулопастной семядолей. Кроме того, по их мнению колеоптиль может быть расположен с любой стороны от почечки, а семядоля может расщепляться, «так что колеоптиль и почечка могут расти вверх между лопастями, как бы ни было расположено семя, с равными шансами того и другого положения по отношению к семени» (с. 262). Эти доводы представляются большой натяжкой. Как можно предполагать расщепление нижней части семядоли, если вся остальная часть остается цельной, не говоря уже о том, что это представление не согласуется с явной двусемядольностью зародыша нимфейных на рисунках многих авторов и с влагалищным строением семядоли?

Еще менее убедителен и такой аргумент: «если бы лопасти семядоли были бы на деле двумя семядолями, то пазушную почку следовало бы ожидать в пазухе каждой лопасти, но таких почек не было найдено» (с. 262). Ошибочность этого довода в том, что почечку зародыша однодольных отнюдь не следует рассматривать как образующуюся в пазухе семядоли (а позднее точку роста побега как образующуюся каждый раз заново в пазухе листа). После отчленения семядоли (или семядолей) верхушка зародыша преобразуется в точку роста побега и отчленяет листья, а не наоборот, что отлично видно на гистологических рисунках A. Vanlammeren (1986). По-видимому, именно такую ошибку допустил К. И. Мейер (1960).

При очевидной двусемядольности зародыша появление проростков с «колеоптилем» представляется возможным объяснить следующим образом.

У эволюционно подвинутых семенных растений ритм отчленения боковых органов (семядолей — зародышем, листьев — точкой роста побега) — с одной стороны, и преобразование верхушки зародыша в точку роста — с другой, строго согласованы, и генетически закреплена их временна́я регуляция. Переход органообразовательной деятельности от тела зародыша к точке роста побега проходит плавно. У нимфейных нет такой четкой согласованности. Гистологическая дифференциация зародыша и формирование точки роста могут наступать то раньше, то позже, не подчиняясь заданному ритму органообразования. При этом может происходить наложение двух независимо регулируемых процессов — образование семядоли и точки роста, в результате чего к моменту образования второй семядоли не оказывается достаточно места на верхушке зародыша, уже приступившей к формированию точки роста побега, а эта последняя еще не готова к отчленению зачатка листа. Однако запрограммированный процесс все же осуществляется, но для него используется единственный наличный материал — остаток меристемы между основанием уже заложившейся семядоли и формирующейся точкой роста побега, вторая семядоля закладывается как колеоптиль рядом с первой. У злаков и осок сближение всех зачатков на верхушке зародыша настолько велико, что проводящий пучок второй семядоли стал причленяться к пучку первой семядоли, что вполне естественно, так как он ближайший и уже функционирующий, тогда как стела побега еще не успела сформироваться. Таким путем вторая семядоля могла стать колеоптилем, выростом первой.

Морфологическая неустойчивость, по-видимому, характерна для нимфейных. Впервые она была отмечена E. Cutter (1957): интеркалярный рост, создающий цветоножку, локализовался то до, то после отчленения флоральной меристемой примордия первого чашелистика. Эти факты говорят о недостаточной в данной группе развитости генетической регуляции морфогенеза, который управляется в значительной мере локальной физиологической обстановкой, больше подверженной случайным изменениям, чем генетическая программа. Эта особенность подчеркивает низкий эволюционный уровень группы.

Что касается мезокотиля и колеоптиля, то существующее разнообразие в строении проростков заставляет относиться к ним скорее как к понятиям функциональным, нежели структурным, поскольку при прорастании главная функция — продвижение почки к поверхности почвы, и ее защита осуществляется разными структурными средствами. Колеоптиль может быть частью семядоли, ее выростом (большинство злаков и осок) или второй очередной семядолью (у нимфейных).

Мезокотиль — структура уникальная, отсутствующая у зародыша и развивающаяся только у проростка, существующая только при наличии колеоптиля. Он представляет собой подобие междоузлия, но по существу это растянутый узел (Данилова, Соколовская, 1973), который тем длиннее, чем глубже в почве находится семя, или может не развиться вообще. Строение проводящей системы семядольного узла определяется тем, в какой его зоне начинается интеркалярный рост, создающий мезокотиль (Wheeler Haines, Lye, 1975). Интеркалярный рост отодвигает вверх от основания семядоли место вхождения ее прокамбиального тяжа в стелу, и тогда этот тяж вместе со стелой образует в мезокотиле петлю. В мезокотиле оказываются 2 прокамбиальных тяжа: один — восходящая часть тяжа семядоли, к которой наверху причленяется прокамбиальный тяж колеоптиля, другой — проваскулярный тяж стелы (рис. 4, *1а*, *б*). Такое двойственное строение проводящей системы мезокотиля породило представление о том, что мезокотиль — результат конгенитального срастания шейки семядоли с гипокотилем (Arber, 1925; Mestre, Guedès, 1983). Результат интеркалярных разрастаний вообще часто принимается морфологами за конгенитальное слияние. Это очень распространенная ошибка. Здесь же она усугубляется тем, что у злаков и осок практически отсутствует гипокотиль, настолько он короток. Поэтому такая трактовка мезокотиля просто несостоятельна. Wheeler Haines, Lye хорошо подтверждают это так же и другими чертами мезокотиля.

Есть ли мезокотиль у нимфейных? Wheeler Haines и Lye (1975), убедив себя в том, что шиловидный орган, с какой бы стороны он ни находился, — колеоптиль, вынуждены считать (чтобы быть последовательными), что отрезок оси под ним — мезокотиль, гомологичный таковому у злаков, несмотря на то что в нем, как ими же показано, всего лишь один прокамбиальный тяж и нет ничего типичного для мезокотиля. В итоге одна неверная посылка повлекла за собой другую. А между тем этот участок оси — еще одно доказательство наличия двух семядольных узлов и междоузлия между ними.

В таблице сведены рациональные и ошибочные (на наш взгляд) представления разных авторов о зародыше однодольных.

Все приведенные в данной статье наблюдения подтверждают то, что очередной (однодольный) ритм заложения семядолей зародыша — реально существующее явление. Двусемядольный зародыш со следами очередного способа заложения семядолей наводит на мысль об образе примитивного зародыша тех семенных растений, которые предшествовали покрытосеменным. Черты этого зародыша сохранились среди покрытосеменных у нимфейных и лотосовых (в этих реликтовых по ряду признаков семействах), вероятно, благодаря раннему переходу представителей этой ветви покрытосеменных растений к водному образу жизни. Поэтому наличие двух семядолей у зародыша не может служить препятствием к включению нимфейных (а может быть и лотосовых) в класс однодоль-

Вклад разных исследователей в понимание зародыша однодольных

Автор	Позитивное в работах прежних исследователей	Что мешало прогрессу в проблеме однодольности
Lyon, 1901; Cook, 1902, 1906	Даны изображения зародышей нимфейных, из которых явствует очередность заложения семядолей. Признание нимфейных однодольными	Утверждение, что у нимфейных сначала образуется общий семядольный валик, а на нем две лопасти одной семядоли
Arber, 1925	Утверждение, что в зародыше однодольных отражены свойства взрослого растения: ритм заложения листьев (очередной), образование узла с одним листом. Семядоля однодольных не эквивалентна одной семядоле двудольных. Придается значение исследованию проростков. Приводятся факты против листовой природы колеоптиля	Не принято во внимание то, что семядоли образует верхушка зародыша, а листья — точка роста побега. Отсюда семядоля — первый лист. Мезокотиль — продукт слияния черешка семядоли с гипокотилем
Baude, 1956	Утверждение, что терминальное положение семядоли кажущееся	
Вальцева, Савич, 1965; Батыгина, 1981	Утверждение, что нимфейные имеют две семядоли. Изображения зародыша нимфейных демонстрируют очередность заложения семядолей	Утверждение, что нимфейные — типичные двудольные, не замечена очередность заложения семядолей
Данилова, Соколовская, 1973	Цитируют, принимают и используют идеи Arber в трактовке зародыша и проростка злаков. Разрабатывают строение проводящей системы в них. Обращено внимание на влагалищное строение семядолей однодольных	
Wheeler Haines, Lye, 1975	Изучили проростки нимфейных, злаков и осок и их проводящую систему. Признали нимфейные однодольными. Обратили внимание на разнородность проростков	Некритическое отношение к выводам Lyon и Cook о наличии у нимфейных одной семядоли с двумя лопастями и на этом основании признание нимфейных однодольными. Считают, что семядоли должны иметь пазушные почки
Яковлев, 1981	В апикальной зоне зародыша возникает не два, а один очаг пролиферации клеток	Трактовка однодольности как производного от двудольности путем блокирования второго очага пролиферации в зародыше рядом с первым
Мейер, 1960	Доказательство того, что у представителей *Nuphar* две семядоли	Утверждение, что представители рода *Nuphar* — настоящие двудольные. Точка роста возникает в пазухе листа. Не обращено внимания на очередность заложения семядолей
Brown, 1960, 1965	Подчеркивает, что семядоли — производное непосредственно зародыша, а не апекса побега. Хорошая сводка представлений о зародыше однодольных	Представление об узле и междоузлии как продуктах деятельности только апекса побега. Между семядолями как производными зародыша его нет. Мезокотиль не может быть междоузлием

Автор	Позитивное в работах прежних исследователей	Что мешало прогрессу в проблеме однодольности
Кудряшов, Савич, 1963	Повторение мнения Мейера о двух семядолях у *Nuphar*	
Кудряшов, 1964, 1965	Цитирует из работы Arber то, что второй семядоли в одном узле никогда не было у однодольных	Не использованы цитированные мысли Arber. Объяснение образования одной семядоли подавлением развития другой. Неправильная трактовка слов Arber о том, что в зародышевом состоянии произошло уменьшение числа зачатков листьев с двух до одного. Признание превращения двудольного зародыша в однодольный. Утверждение, что нимфейные — типичные двудольные
Jacques-Félix, 1982		Зародыш однодольных — разветвленный протокорм, не имеющий семядоли
Mestre, Guedès, 1983	Утверждение, что семядоли создаются раньше дифференциации меристемы побега. Однодольность примитивнее двудольности. Семядоли создаются меристемой верхушки проэмбрио, несмотря на терминальное положение	Мезокотиль — слияние шейки семядоли с гипокотилем. Семядоли не листовой природы, а рудимент стопы папоротников
Guignard, 1984	Призывает к тому, чтобы при трактовке строения зародыша учитывались свойства взрослого растения	В качестве типичного для однодольных свойства выбрано симподиальное ветвление, не имеющее отношения к зародышу. Не учтена очередность листорасположения
Philomena, Shah, 1985	Изображает, но не объясняет двоякое положение «колеоптиля» у *Nymphaea lotus*	Считают нимфейные двудольными, но с одной семядолей, лопасти которой объединены в гаусториальной части. Вторую семядолю принимают за колеоптиль
Биологический энциклопедический словарь, 1986		Утверждение, что односемядольный зародыш произошел от двудольного в результате редукции второй семядоли

ных. Они должны и рассматриваться не в качестве непосредственного связующего звена между одно- и двудольными, а как группа, имеющая структурные следы существовавшей между ними связи до становления покрытосемянности.

Наличие проростков двух типов и разная степень сближения семядолей свидетельствуют о неустойчивости типа развития зародыша у нимфейных и лотоса и позволяют усматривать в нем тенденцию к переходу от образования двух семядольных узлов к образованию только одного, что служит основой для создания вероятных моделей становления зародыша однодольных и двудольных в эволюции (рис. 5).

Зародыш типа однодольных мог возникнуть либо путем утраты второго семядольного узла, либо посредством превращения второй семядоли в колеоп-

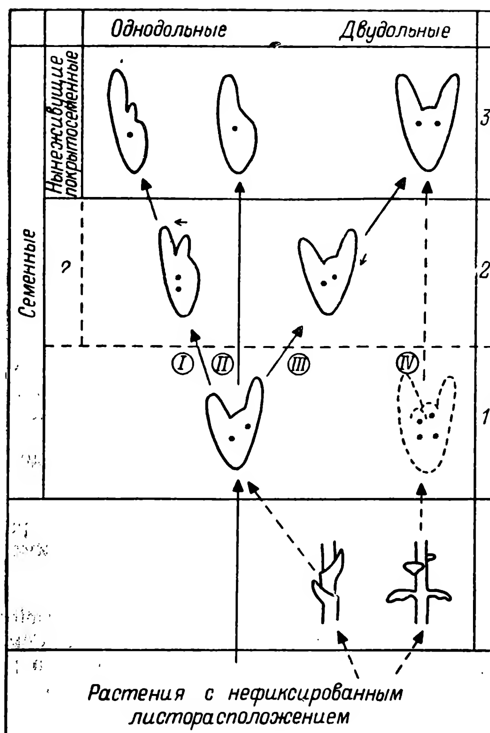


Рис. 5. Вероятные пути (*I—III*) становления в эволюции строения зародыша от анцестральных типов (*1*) через промежуточные состояния (*2*) к современному (*3*): двум односемядольным (с колеоптилем и без него) и к мутовчато-двусемядольному.

Пунктиром показан логически допустимый IV путь, аналогичный II.

тиль, как было описано выше. К возникновению зародыша типа двудольных могло привести или сближение узлов в зародыше с очередным заложением семядолей, или независимо от него — аналогичная утрата второго узла, что, однако, требует допущения существования зародыша с двумя мутовками семядолей (вполне возможно, что такой зародыш еще будет обнаружен палеоботаниками). Первый вариант возникновения зародыша двудольных хорошо согласуется с существующим представлением о большей примитивности очередного листорасположения.

Структурные средства достижения компактности упаковки зародыша в семени (уменьшение числа семядольных узлов) дополняются также и физиологическим — ингибированием развития зародыша на ранних стадиях задолго до созревания семени (поэтому тип зародыша со слабо дифференцированным зародышем следует рассматривать как производный).

Чтобы приблизиться к представлению о вероятных исходных формах однодольных (а может быть, одновременно и двудольных!), следует искать среди живущих и ископаемых растений такие формы, у которых не был бы жестко фиксирован тип роста с очередным листорасположением и, вероятно, с более растянутым внутрисеменным периодом развития зачатка растения, допускавшим образование более одного семядольного узла.

«В совместных усилиях, направленных на решение проблемы организации, морфолог должен быть ведущим, а не ведомым». Эту мысль E. W. Sinnott (1973) G. Cusse взял в качестве эпиграфа к одной из своих работ (1986). Ею и хочется закончить эту статью.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. Эмбриология в роде *Triticum* L. (в связи с проблемой однодольности и отдаленной гибридизации). — Бот. журн., 1968, т. 53, № 4, с. 480—490. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшениц. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Батыгина Т. Б.* Порядок 8. *Nelumbonales*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. М.; Л: Наука, 1981, с. 116—120. — *Биологический* энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с. — *Вальцева О. В.*, *Савич Е. И.* О развитии зародыша *Nymphaea candida* Presl., *N. tetragona* Georgi. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 9, с. 1323—1326. — *Данилова М. Ф.*, *Соколовская Т. Б.*. Анатомия проростков некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 337—349. — *Кудряшов Л. В.* Происхождение однодольности (на примере *Helobiae*). — Бот. журн., 1964, т. 49, № 4, с. 476—486. — *Кудряшов Л. В.* К вопросу о происхождении односемядольности (на примере *Helobiae*). — В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965, с. 65—67. — *Кудряшов Л. В.*, *Савич Е. И.* Некоторые данные к эмбриологии *Alisma plantago aquatica* L. — Бюл. МОИП, 1963, т. 68, вып. 4, с. 60—63. — *Мейер К. И.* К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. — Бюл. МОИП, 1960, т. 65, № 6, с. 48—

60. — *Солнцева М. П., Яковлев М. С.* Предпосылка развития однодольности в раннем эмбриогенезе у ковылей. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 5, с. 625—683. — *Сравнительная* анатомия семян. М.; Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1981. 265 с. — *Тахтаджян А. Л.* Отдел цветковые, или покрытосеменные растения (*Magnoliophyta*, или *Angiospermae*). Общая характеристика. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М.: Просвещение, 1980, с. 7—117. — *Терехин Э. С.* Особенности строения и эволюции некоторых однодольных растений. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, 1984, с. 153—154. — *Яковлев М. С., Солнцева М. П.* Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей. — В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1965, с. 61—73. — *Arber A.* Monocotyledons. A morphological study. Cambridge: Univ. Press, 1925. 258 p. — *Batygina T. B.* On the possibility of the separation of a new type of embryogenesis in *Angiospermae*. — Rev. Cytol. et Biol. Vég., 1969, vol. 32, p. 335—341. — *Baude E.* Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides* L.— Planta, 1956, Bd 46, Hf 6, S. 649—671. — *Brown W. V.* The morphology of grass embryo. — Phytomorphology, 1960, vol. 10, N 3, p. 215—223. — *Brown W. V.* The grass embryo — a rebuttal. — Phytomorphology, 1965, vol. 15, N 3, p. 274—284. — *Carr D. J.* Positional information in the specification of leaf, flower and branch arrangement. — In: Positional controls in plant development / Ed. Barlow P. W., Carr D. J. Cambridge: Univ. Press, 1984, p. 349—374. — *Cook M. T.* Development of the embryosac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. — Bul. Tor. Bot. Club, 1902, vol. 29, p. 211—220. — *Cook M. T.* The embryogeny of some Cuban *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 1906, vol. 42, p. 376—392. — *Cusset G.* La morphogenèse de limbe des Dicotylédones. — Canad. J. Bot., 1986, vol. 64, N 12, p. 2807—2839. — *Cutter E.* Studies of morphogenesis in the *Nymphaeaceae*. II. Floral development in *Nuphar* and *Nymphaea* bracts and calyx. — Phytomorphology, 1957, vol. 7, N 1, p. 57—73. — *Guignard J.-L.* Du cotylédon des Monocotylédones. — Phytomorphology, 1975, vol. 25, N 1, p. 193—200. — *Guignard J.-L.* Le cotylédon des Monocotylédones. — Bul. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, 4e sér., 6. sect. B. Adansonia, 1984a, N 1, p. 19—29. — *Guignard J.-L.* The development of cotyledon and shoot apex in monocotyledons. — Can. J. Bot., 1984b, vol. 62, N 6, p. 1316—1318. — *Haccius B., Lakshmanan K. K.* Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sproβscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba*. Ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattorgane. — Beitr. Biol. Pfl., 1966, Bd 42, Hf 1, S. 425—443. — *Jacques-Fèlix H.* Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. — Bul. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, 4e sér., 6 sect. B. Adansonia, 1982, N 1—2, p. 3—40. — *Karanth K. A., Swamy B. G. L., Arekal G. D.* Embryogenesis in sexual and asexual species of *Zeuxine* (*Orchidaceae*). — Proc. Indian Acad. Sci., 1981, vol. 90 (Plant Sci) N 1, p. 1—8. — *Lakshmanan K. K.* Monocot embryo. — Vistas Pl. Sci., 1972, vol. 7, p. 61—110. — *Ly Thi Ba, Guignard J.-L.* Phylogeny of *Helobiae* and embryogenic criteria. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, p. 260—266. — *Lyon H. L.* Observation on the embryogeny of *Nelumbo*. — Min. Bot. St., 1901, vol. 2, p. 643—655. — *Mestre J. Ch., Guedès M.* Nature et signification phylogenetique du cotylédon. — Bul. Soc. Bot. Fr. Actual Bot., 1983, t. 130, N 3, p. 7—22. — *Padhye M. D., Kade K. H.* Embryogeny in some *Cyperaceae*. — Plant Syst., Evol., 1982, vol. 139, N 3—4, p. 279—289. — *Philomena P. A., Shah C. K.* Unusual germination in two monocotyledonous dicotyledons. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1985, vol. 95, N 4, p. 221—225. — *Shah C. K.* Morpho-histochemical and SEM studies of some monocotyledons embryos. — Phytomorphology, 1982, vol. 32, N 2, 3, p. 211—221. — *Shah C. K.* Morphohistochemical studies on the embryos of some monocotyledons. — Phytomorphology, 1983, N 1—4, p. 62—73. — *Sinnott E. W.* Morphology as a dynamic science. — Science (Washington, D. C.), vol. 85, p. 61—65. — *Swamy B. G. L.* The origin of epicotylary meristem and cotyledon in *Halophila ovata* Gaudich. — An. Bot., 1962, vol. 26, N 102, p. 243—249. — *Swamy B. G. L.* The origin of cotyledon and epicotyl in *Ottelia alismoides*. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1963, Bd 39, N 1, S. 1—6. — *Swamy B. G. L., Lakshmanan K. K.* Contribution to the embryology of the *Najadaceae*. — J. Ind. Bot. Soc., 1962, vol.41, N 2, p. 247—267. — *Vanlammeren A. M.* Developmental morphology and cytology of the young maize embryo (*Zea mays* L.). — Acta Bot. Neerl., 1986, vol. 35, N 3, p. 169—188. — *Wheeler Haines R., Lye K. A.* Seedling of *Nymphaeaceae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1975, vol. 70, N 3, p. 255—265.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 IX 1987.

SUMMARY

The pictures of the nymphaeaceous embryos published in papers of different authors from 1901 up to 1985 were carefully analised. They were compared with original observations on seedlings and with the information available in the literature. This analysis revealed evidence for the dicotyly of embryo in *Nymphaeaceae* and for successive mode of cotyledon initiation (like the pattern of leaf initiation in monocots). Among structural variations two clear tendencies may be seen, displacement together of two cotyledonary nodes to the whorled dicotyly and transformation of the second cotyledon into coleptile. These observations suggest that both processes and the loss of the second cotyledon node may constitute three plausible evolutionary ways, resulting in the establishment of dicotyledonous and monocotyledonous embryos; the ancestral type of the embryo being the one with two cotyledons arranged in successive order with the internode between.

УДК 312.37 : 582.572.2

З. В. Болховских, Т. В. Александрова

СОДЕРЖАНИЕ ДНК И КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТРЕХ БЛИЗКИХ ВИДОВ РОДА *ORNITHOGALUM* (*LILIACEAE*)

Z. V. BOLKHOVSKIKH, T. V. ALEXANDROVA. DNA CONTENT AND CARYOLOGICAL FEATURES OF THREE CLOSELY-RELATED SPECIES OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* (*LILIACEAE*)

Цитофотометрически определено количество ДНК в профазных ядрах клеток меристемы кончиков корней, окрашенных по Фельгену, у трех близких видов типового подрода рода *Ornithogalum*, обладающих сходными кариотипами. Обнаружены незначительные различия в содержании ядерной ДНК у изученных видов: *O. arianum* (2n=2x=18) — 53.9 пг, *O. tempskyanum* (2n=2x=18) — 47.3 пг, *O. montanum* (2n=2x=18+2B) — 55.0 пг, *O. montanum* (2n=2x=36+4B) — 109.7 пг. Автотетраплоидная форма *O. montanum* содержит ДНК в 2 раза больше, чем диплоид. Установлена прямая зависимость между количеством ДНК и объемом хромосом.

В литературе имеются данные о том, что близкородственные виды, обладающие одинаковыми числом и морфологией хромосом, имеют близкие значения ДНК (McLeish, Sunderland, 1961; Martin, 1966; Southern, 1967; Bennett, 1972; Bennett, Smith, 1976). Также была обнаружена прямая зависимость между количеством ДНК и размером хромосом (McLeish, Sunderland, 1961; Pai et al., 1961; Rees, Walters, 1965; Martin, Shanks, 1966; Rees et al., 1966; Rothfels et al., 1966; Tanaka, 1966; Rees, Jones, 1967, 1972; Jones, Rees, 1968; Dowrick, El Bayoumi, 1969; Rees, Hazarika, 1969; Pegington, Rees, 1970; Закирова, 1974; Sparrow, Naumann, 1974, 1976; Jones, Brown, 1976; Nagl, 1977; Nishikawa et al., 1979; Bennett et al., 1983, и др.).

Поэтому было интересно изучить взаимоотношения между содержанием ДНК и размером хромосом у трех близких видов типового подрода рода *Ornithogalum* L. — *O. arianum* Lipsky ex Vved., *O. montanum* Cyr. и *O. tempskyanum* Freyn et Sint., составляющих довольно хорошо выраженную группу рода (Агапова, 1974) и ранее не изучавшихся в этом отношении. Названные виды представляли интерес еще и по той причине, что, несмотря на близость по морфологическим и кариологическим признакам, имеются некоторые особенности в их географическом распространении. Так, *O. montanum* — полиморфный вид, широко распространенный в Средиземноморье и на Кавказе; *O. tempskyanum* — вид с ограниченным распространением в Малой Азии и Армении; *O. arianum* — среднеазиатский эндемичный вид с очень ограниченным ареалом только в Кушкинском р-не Туркмении (Агапова, 1974). При этом *O. arianum* обладает более высокой теплоустойчивостью по сравнению с двумя другими видами (Фельдман и др., 1975).

Материал и методика

Живой материал *O. arianum*, *O. tempskyanum*, *O. montanum* в виде луковиц был собран в местах их естественного обитания (табл. 1) и любезно предоставлен нам для исследования Н. Д. Агаповой. Луковицы были высажены в оранжерее по одной в горшке.

ТАБЛИЦА 1

Размеры хромосом в меристеме корня и микроспоре трех видов рода *Ornithogalum*, мкм

Вид	Коллекционный номер	Место сбора материала	Меристема корня: число хромосом 2n	Меристема корня: суммарная длина хромосом набора $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Меристема корня: средняя длина хромосомы	Меристема корня: TF%	Меристема корня: д/к	Микроспора*: число хромосом *n*	Микроспора*: суммарная длина хромосом	Микроспора*: средняя длина хромосомы	Микроспора*: TF%	Микроспора*: д/к
O. arianum	57	Кушка, ТССР	18	159.5±3.4	8.86	33.10	3.5	9	59.75	6.64	30.76	3.1
O. tempskyanum	16	Нор-Амберд, АрмССР	18	133.0±5.3	7.39	28.86	5.7	9	44.54	4.95	28.05	5.6
O. montanum	40	Гехард, АрмССР	18+2B	141.9±6.9	7.10	34.67	4	10	57.63	5.76	32.01	4.5
O. montanum	40	То же	36+4B	282.4±11.5	7.05	33.00	4.4	—	—	—	—	—

П р и м е ч а н и е. * — по данным Агаповой (1974), д/к — соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора, TF% — процент суммы длин коротких плеч от общей длины хромосом — степень симметрии (Kapoor, Love, 1970).

Для изучения морфологии хромосом кончики корней сразу же после отделения от луковицы обрабатывали 0.25%-м водным раствором колхицина в течение 1 ч при комнатной температуре, затем в течение 1 ч — 0.002 М раствором 8-гидрооксихинолина (0.058 г на 200 мл теплой дистиллированной воды) при 14 °С (Агапова, 1985). После этого кончики корней фиксировали в смеси Батталья, состоящей из 5 частей 96°-го этилового спирта, 1 части формалина, 1 части хлороформа и 1 части ледяной уксусной кислоты (Battaglia, 1957).

Затем кончики корней окрашивали по Фельгену, с применением холодного гидролиза в 5н HCl и готовили постоянные давленые препараты. Подробнее весь процесс приготовления препаратов описан ниже.

Размер хромосом всех трех видов устанавливался на препаратах, приготовленных по возможности сходным образом. Несколько хорошо расположенных метафазных пластинок фотографировали и на фотографиях проводили кариометрический анализ (определяли суммарную и среднюю длину хромосом, толщину или диаметр хроматид). При этом диаметр хромосом и хроматид измеряли вблизи центромеры, где степень расщепления хромосом минимальная и можно определить не только длину, но и объем хромосом (Navashin, 1934). Объем хромосом устанавливали, допуская, что хроматиды цилиндрические, по формуле $V = 2L\frac{1}{4}\pi d^2$, где d — диаметр хроматиды, L — длина хромосомы. Величина, полученная при делении суммарной длины или суммарного объема хромосом на число хромосом, нами будет упоминаться как средняя длина или средний объем метафазной хромосомы.

После анализа кариотипов изучаемых видов были проведены цитофотометрические определения количества ДНК по стандартной методике. Кончики корней, взятых в одно и то же время, фиксировали без предобработки в смеси 100°-й этиловый спирт—ледяная уксусная кислота в отношении 3 : 1 в течение 24 ч в холодильнике, промывали в трех сменах 96°-го этилового спирта по 1 ч в каждой смене и проводили через серии понижающих спиртов до воды.

Получение сравнимых и достоверных данных по содержанию ДНК при окраске, по Фельгену, возможно только при строгом соблюдении режима фиксации, гидро-

лиза и окраски. Наиболее рациональным является проведение гидролиза в 5н HCl при комнатной температуре (холодный гидролиз). Оптимальное время холодного гидролиза в 5н HCl, дающее максимальную окраску ядерной ДНК, устанавливали по гидролизной кривой. Для данных видов рода *Ornithogalum* при указанной фиксации оптимальное время гидролиза 35 мин. После гидролиза кончики корней ополаскивали в дистиллированной воде, окрашивали, по Фельгену, в течение 2 ч при комнатной температуре (Пешков, 1949), промывали в трех сменах сернистой воды, по 10 мин в каждой, затем в дистиллированной воде и раздавливали в 45%-й уксусной кислоте. Покровные стекла удаляли с помощью сухого льда, чтобы освободить препараты для дальнейшей обработки. После снятия покровного стекла препараты промывали в двух сменах 96°-го спирта, обезвоживали и заключали в нейтральный канадский бальзам.

Все препараты, насколько это возможно, готовили в стандартных условиях, т. е. материал от всех видов *Ornithogalum* фиксировали одним фиксатором и окрашивали одним красителем, что особенно важно при исключительной изменчивости при окраске, по Фельгену, — одним из главных источников ошибки (Bennett, Smith, 1976).

Содержание ДНК в профазных ядрах клеток меристемы кончиков корней, окрашенных по Фельгену, определяли на сканирующем микроскопе-фотометре SMP-01 фирмы «Opton» при длине волны 550 нм. Использовали планапохроматический объектив 40×1.0, масляную иммерсию, измерительный зонд 1.6 мкм, величину шага сканирования 1 мкм (Гриф, 1980).

Фотометрировали обычно 20 ядер от каждого из 3 корней одной луковицы, при этом для каждого вида брали не менее 3 луковиц.

Полученные результаты содержания ДНК в относительных единицах пересчитывали в абсолютные (пикограммы) с использованием в качестве стандарта *Allium cepa* сорт Ailsa Craig, в клетках которого количество ДНК 2C=33.5 пг, а 4C=67.0 пг (Van't Hof, 1965). Этот вид удобен как стандартный материал из-за постоянства количества ДНК в профазных ядрах клеток меристемы различных зародышевых корней (Bennett, Smith, 1976).

Как уже указывалось выше, сканировали профазные ядра, в которых количество ДНК всегда 4C. Поэтому содержание ДНК не вызывало сомнения. Однако, несмотря на то что профазные, прометафазные и метафазные ядра содержат одинаковое количество ДНК 4C, по мере продвижения по циклу и приближения к метафазе регистрируемое количество ДНК уменьшается, и для метафазных ядер значения содержания ДНК были ниже, чем для профазных (Narayan, Rees, 1974; Bennett, Jellings, 1975; Гриф и др., 1980). Это особенно важно учитывать при сравнительных исследованиях.

Результаты исследования и обсуждение

В настоящем исследовании использованы клетки меристемы корня. Соматические хромосомы трех видов рода *Ornithogalum* представлены на рисунке (*а—г*).

Числа хромосом и морфология хромосом у изученных нами видов полностью соответствуют установленным ранее Агаповой (1974). Однако у *O. montanum* с $2n=20$ пара самых малых хромосом набора (3.3 мкм) является сверхчисленной, дополнительной. В пользу этого свидетельствует наличие 2 хромоцентров в интерфазном ядре. Следовательно, *O. montanum* обладает $2n=18+2B$ и основным числом $x=9$, как и близкие ему *O. tempskyanum* и *O. arianum*. Агапова (1974), с нашей точки зрения, высказала совершенно правильное предположение о наличии у этого вида 2B хромосом, и тем не менее она приводит основное число $x=10$. Наличие же разных основных чисел $x=9$ (*O. arianum* и *O. tempskyanum*) и $x=10$ (*O. montanum*) в пределах одной естественной группы близких видов мало вероятно. Для основного числа хромосом характерны необычайная устойчивость и постоянство в пределах обширных групп растений. Причина



Метафазные хромосомы из наборов клеток меристемы кончиков корней видов рода *Ornithogalum*.

а — *O. arianum* (2n=2x=18), *б* — *O. montanum* (2n=2x=18+2B), *в* — *O. montanum* (2n=2x=36+4B), *г* — *O. tempskyanum* (2n=2x=18).

этого постоянства кроется в самой организации хромосом (Навашин, Чуксанова, 1970). *O. montanum* широко распространен в Восточном Средиземноморье. Образцы этого вида из Сицилии, Греции, Ливана и Турции обладают одним числом 2n=18 и очень сходными кариотипами (Cullen, Ratter, 1967). При сравнении рисунков и кариограмм растений исследованной нами популяции из Армении с таковыми из работы цитируемых авторов было установлено большое сходство. Кариотип нашего образца отличался лишь присутствием двух самых коротких сверхкомплектных метацентрических хромосом (рисунок, *б*; табл. 2). Постоянство же пары этих самых мелких хромосом в кавказской популяции, вполне возможно, связано с образованием в мейозе бивалентов, что способствует правильному расхождению этих хромосом в дочерние ядра и сохранению в наборе.

На примере *O. montanum* подтверждается точка зрения М. С. Навашина (1957), что вид растений из разных мест обитания обнаруживает одни и те же кариологические признаки. Это положение было им прекрасно проиллюстрировано на *Crepis tectorum*, который занимает громадный ареал, от крайнего запада Европы до Дальнего Востока и от севера Скандинавии до Кавказа, но его 4 пары хромосом везде обнаруживают одни и те же характерные признаки.

Также заслуживает внимания тот факт, что среди диплоидов *O. montanum* (2n=18+2B) мы впервые обнаружили тетраплоидную форму с 2n=36+4B (рисунок, *в*). Эта форма является автотетраплоидом. Гомологичные хромосомы тетраплоидных растений представлены четверками. Морфология хромосом набора полностью соответствует морфологии хромосом диплоида, а именно размер и форма хромосом, размер спутников остались неизменными, несмотря на тетраплоидное состояние. Митоз протекает нормально, без нарушений. В интерфазном ядре, как правило, 4 ядрышка и 4 хромоцентра вместо 2 ядрышек и 2 хромоцентров у диплоида.

Как видно из табл. 1, суммарная длина хромосом набора тетраплоида (282.4 мкм) ровно в 2 раза больше, чем диплоида (141.9 мкм). Из этого следует, что увеличение числа хромосом у тетраплоидного *O. montanum* не вызвало морфологических изменений хромосомного набора и существует четкая пропорциональность между числом и общей длиной хромосом набора.

Navashin (1926) также указывал на отсутствие отклонений в размере хромосом при полиплоидизации *Crepis tectorum*.

Исследованные нами виды рода *Ornithogalum* обладают довольно крупными хромосомами (табл. 1). Самые крупные хромосомы у *O. arianum* (2n=18), суммарная длина их 159.5 мкм, у *O. montanum* (2n=18+2B) — 141.9 мкм, у *O. montanum* (2n=36+4B) — 282.4 мкм и у *O. tempskyanum* (2n=18) — 133.0 мкм.

ТАБЛИЦА 2

Результаты измерений хромосом (мкм) в клетках меристемы кончиков корней трех видов рода *Ornithogalum*

№ хромосомы	*O. arianum*			*O. tempskyanum*			*O. montanum* (2x)			*O. montanum* (4x)		
	длины плеч	общая длина хромосомы	I^c	длины плеч	общая длина хромосомы	I^c	длины плеч	общая длина хромосомы	I^c	длины плеч	общая длина хромосомы	I^c
I	9.0+7.4	16.3	45.40	10.1+7.0	17.1	40.94	7.2+6.5	13.7	47.79	7.4+7.1	14.5	48.97
II	8.6+5.6	14.2	39.44	8.3+3.8	12.1	31.15	7.4+4.6	12.0	38.33	7.1+4.6	11.7	39.32
III	7.4+2.1	9.5	22.11	6.5+1.7	8.2	20.73	6.6+2.1	8.7	24.42	6.2+1.9	8.1	23.46
IV	7.1+2.1	9.1	23.08	6.2+1.5	7.7	19.48	5.3+2.3	7.6	30.26	5.0+2.4	7.4	32.43
V	6.4+1.5 (+1.5) **	7.8 (9.4) *	19.23	4.5+1.1 (+1.3) **	5.6 (6.9) *	20.00	5.2+1.4 (+1.6) **	6.6 (8.2) *	21.21	5.0+1.3 (+1.6) **	6.3 (7.9) *	20.63
VI	5.8+2.6	8.4	30.95	4.4+1.0	5.4	18.52	4.1+1.5	5.6	26.79	4.0+1.6	5.6	28.57
VII	3.6+1.6	5.2	31.37	3.5+1.1	4.6	24.44	3.2+1.0	4.2	23.81	3.5+1.0	4.5	22.22
VIII	3.4+1.2	4.6	26.09	2.4+1.0	3.4	29.41	3.0+1.8	4.8	38.30	2.9+1.7	4.6	36.96
IX	2.3+2.3	4.6	50.00	1.9+1.0	2.9	33.33	2.5+2.1	4.6	45.65	2.3+2.3	4.6	50.00
B							2.0+1.3	3.3	39.39	1.8+1.5	3.3	45.45

Примечание. I^c — центромерный индекс (отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы, %); * — длина хромосомы с учетом длины спутника; ** — длина спутника.

ТАБЛИЦА 3

Размер хромосом и содержание ДНК в клетках меристемы кончиков корней трех видов рода *Ornithogalum*

Вид	Число хромосом 2n	Длина хромосом набора, мкм			Средняя толщина хроматиды, мкм, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Объем хромосом набора, мкм^3			Содержание ДНК, пг, на:			
		суммарная $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	A	B		суммарный $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	A	B	ядро $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	A	B	единицу объема хромосомы, мкм^3
O. arianum	18	159.5±3.4	159.5	—	0.82±0.015	168.4±3.6	168.4	—	53.9±0.7	53.9	—	0.32
O. tempskyanum	18	133.0±5.3	133.0	—	0.63±0.021	82.9±2.4	82.9	—	47.3±0.5	47.3	—	0.57
O. montanum	18+2B	141.9±6.9	135.4	6.5	0.72±0.025	115.5±6.7	110.2	5.3	55.0±0.7	52.5	2.5	0.48
O. montanum	36+4B	282.4±11.5	269.6	12.8	0.72±0.015	230.2±10.6	219.7	10.5	109.7±1.1	104.7	5.0	0.48

Примечание. А — аутосомы, В — сверхкомплектные (добавочные) хромосомы.

В более ранней работе Агаповой (1974) приведены измерения гаплоидного набора хромосом из митоза микроспоры этих же видов.

Известно, что размер хромосом варьирует не только на различных стадиях клеточного цикла, но даже на одной и той же стадии деления клеток разных тканей растений (Navashin, 1934; Навашин, 1957).

Сравнение длины метафазных хромосом из клеток меристемы корня и микроспоры показало, что хромосомы из клеток меристемы корня значительно длиннее хромосом микроспоры (табл. 1). Так, у *O. arianum* суммарная длина гаплоидного набора хромосом из клеток меристемы корня примерно на 33 % больше по сравнению с длиной хромосом микроспоры, у *O. tempskyanum* — примерно на 49 %, у *O. montanum* — примерно на 23 %.

Полученные нами результаты подтвердили данные для *Allium fistulosum*, у которого метафазные хромосомы в пыльце были короче, чем в меристеме кончиков корней (Levan, 1933).

При этом центромерный индекс, отношение плеч, соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора и степень симметрии в основном соответствуют значениям, установленным Агаповой (1974), что служит указанием на отсутствие дифференциальной сократимости хромосом у изученных нами видов.

На отсутствие дифференциального изменения длины хромосом указывал еще Navashin (1934) при изучении хромосом во взрослых и зародышевых корнях *Crepis tectorum* и *C. capillaris*. Таким образом, накопленный фактический материал говорит в пользу отсутствия дифференциальной спирализации в хромосомах разных тканей растений.

Поскольку основой хромосом является ДНК, представляло интерес определить содержание ДНК и сопоставить его с числом и размером хромосом у изучаемых видов *Ornithogalum*.

Выяснилось, что по количеству ДНК на ядро изученные нами виды различаются мало (табл. 3). Содержание ДНК у *O. montanum* из Армении подтверждает наличие В-хромосом в этой популяции. Исследованные нами растения *O. montanum* (2n=18+2B) содержат 27.5 пг на 2С ядро. У растений же из естественной популяции с 2n=18, произрастающих в южной Италии, количество ДНК составляет 26.5 пг (Maggini et al., 1980).

Эти 2B-хромосомы составляют 4.6 % от общего размера генома. Природа их нам пока неизвестна. Поэтому условно допускаем, что плотность ДНК в А-хромосомах (аутосомах) и B-хромосомах одинаковая. Тогда количество ДНК в B-хромосомах будет равно 1.25 пг, а 18 хромосом основного набора должны содержать 26.25 пг, что полностью соответствует содержанию ДНК популяции из Италии (26.5 пг). Таким образом, 2 популяции из разных географических мест обитания (Южная Италия и Армения) обладают одинаковым содержанием ДНК. Эти результаты согласуются с ранее полученными данными, когда не было обнаружено заметной разницы в количестве ДНК между популяциями *Hordeum vulgare* из разных географических областей (Bennett, Smith, 1971), среди 25 японских и американских разновидностей *Triticum aestivum* (Nishikawa, Furuta, 1967) и у *Festuca pratensis* от Испании до Сибири (Rees, неопубл.: см. Bennett, Smith, 1976). Обнаруженные же некоторые различия между популяциями, например, видов родов *Picea* и *Pinus* из разных местообитаний объяснялись большей частью наличием разного числа B-хромосом (Teoh, Rees, 1976).

У *O. montanum*, как и следовало ожидать, содержание ДНК у тетраплоида увеличено в 2 раза по сравнению с диплоидом. Так, у тетраплоида количество ДНК составляет 109.7 пг на ядро, у диплоида — 55.0 пг.

Полученные нами результаты относительно того, что различия между формами *O. montanum* по степени плоидности сопровождаются адекватными различиями по содержанию ДНК клеток меристемы кончиков корней, согласуются с данными по другим таксонам (Bhaskaran, Swaminathan, 1960; Турбин и др., 1965; Dowrick, El Bayoumi, 1969; Али-Заде, Алиев, 1972; El Lakany, 1972a, b; Das, 1977), причем независимо от способа размножения. Так, например, количество ДНК тетраплоидного *Ranunculus ficaria*, размножающегося вегетативно, в 2 раза больше по сравнению с диплоидом, репродуцирующимся только половым путем (Smith, Bennett, 1975).

Однако в литературе имеются сведения, когда не обнаружено прямой зависимости между количеством ДНК и плоидностью близкородственных таксонов. Здесь требуется более тщательное изучение полиплоида, который далеко не всегда оказывается автотетраплоидом с удвоенным количеством ДНК. У аллополиплоидов, как известно, содержание ядерной ДНК равно сумме количеств ДНК исходных видов, что было доказано экспериментально (Rees, Walters, 1965; Bullen, Rees, 1972; Verma, Rees, 1974).

Что касается сравнения содержания ДНК с размером хромосом, то нами за единицу размера принят объем метафазных хромосом. Конечно, может быть использована и длина хромосом, но при условии, что хромосомы изучаемых видов обладают одинаковой толщиной. Между тем хромосомы видов, даже довольно близких, часто различаются по своей толщине (признаку, закрепленному в эволюции), и, следовательно, изменение массы хроматина не может быть адекватно только изменению длины хромосом при сравнении различных видов (Navashin, 1934; Чуксанова, 1969). Поэтому там, где нет уверенности в одинаковой толщине хромосом, содержание ДНК можно изучать только на объем хромосом.

В тех случаях, когда различие между видами по длине хромосом и количеству ДНК довольно значительно, можно видеть и одновременное различие в диаметре хроматид (Tanaka, Shimotomai, 1961; Rees et al., 1966, и др.). К сожалению, на толщину хромосом часто не обращают внимания при сравнительных исследованиях.

Интересно было бы сравнить содержание ДНК и объем метафазных хромосом в клетках меристемы корня и микроспоры. Известно, что хромосомы микроспоры не только укорачиваются, но и утолщаются по сравнению с соматическими хромосомами. К сожалению, в статье Агаповой (1974) отсутствуют сведения о толщине хромосом микроспоры, и провести такое сравнение оказалось невозможно. Поэтому мы ограничились только рассмотрением хромосом меристематических клеток корня.

У сравниваемых нами видов рода *Ornithogalum* наблюдается различие в диаметре хроматид (табл. 3; рисунок, *а—г*). Наибольшим диаметром хроматид обладает *O. arianum* (0.82 мкм), а наименьшим — *O. tempskyanum* (0.63 мкм), *O. montanum* занимает промежуточное положение (0.72 мкм). При этом у последнего вида толщина хромосом одинакова у диплоида и тетраплоида. Как можно видеть, у *O. arianum* бо́льшая длина хромосом сопровождается и большей их толщиной. Вычисленные объемы хромосом располагаются в том же порядке. При этом была установлена прямая зависимость между содержанием ДНК и суммарным объемом хромосом основного набора, т. е. аутосом (табл. 3). Такая зависимость была обнаружена и для ряда других родов покрытосеменных растений, например видов родов *Chrysanthemum* (Dowrick, El Bayoumi, 1969), *Vicia* (Martin, Shanks, 1966; Rees et al., 1966), *Lolium* (Rees, Jones, 1967), *Lathyrus* (Rees, Hazarika, 1969), *Allium* (Jones, Rees, 1968).

Таким образом, род *Ornithogalum* не является исключением в этом отношении. Однако сравнение плотности ДНК в метафазных хромосомах (содержание ДНК на единицу объема хромосом) показало, что у *O. arianum* наименьшая плотность (0.32 пг/мкм^3) по сравнению с *O. tempskyanum* (0.57 пг/мкм^3) и *O. montanum* (0.48 пг/мкм^3) (табл. 3). Одинаковая плотность ДНК у диплоида и тетраплоида *O. montanum* еще раз подтверждает автотетраплоидное происхождение последнего. Как можно видеть из табл. 3, хотя суммарный объем хромосом коррелирует с количеством ДНК на ядро, показатели плотности ДНК в метафазных хромосомах этих видов располагаются в обратной последовательности. Возможно, что резкое выделение *O. arianum* по плотности ДНК связано со структурой хромосом.

Интересно отметить, что *O. arianum*, обладающий наибольшим размером хромосом, более высоким содержанием ДНК на ядро и самой низкой плотностью ее, как уже указывалось ранее, является эндемом, произрастающим в Средней Азии в районе Кушки. Этот вид очень специализирован экологически, совершенно изолирован, является наиболее теплолюбивым и обладающим наиболее высокой теплоустойчивостью из трех исследованных нами видов (Фельдман и др., 1975). Отмечаемое нами резкое отличие *O. arianum*, по-видимому, неслучайно и связано с географическими и экологическими условиями.

Хотя количественная изменчивость в содержании ДНК играет важную роль в эволюции, более существенной может оказаться качественная изменчивость ее. Различия в размере хромосом и в количестве ДНК у близких видов, как неоднократно отмечалось, обусловлены различием в гетерохроматине (Nirula et al., 1961; Pai et al., 1961; Stebbins, 1966; Чуксанова, 1969). При этом содержание гетерохроматина больше у видов с высоким содержанием ДНК, чем у видов с низким содержанием ее (Rees, Jones, 1972; Narayan, Rees, 1976).

К сожалению, еще нет данных о точной локализации гетерохроматиновых районов в хромосомах изученных нами видов рода *Ornithogalum*, что делает невозможным пока обсуждение вопроса о влиянии гетерохроматина на общее количество ДНК и структуру хромосом у этих видов.

В заключение выражаем благодарность Н. Д. Агаповой за любезное предоставление материала для данного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 406—414. — *Агапова Н. Д.* Что такое *Ornithogalum melancholicum* (*Liliaceae*)? — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1481—1484. — *Али-Заде М. А., Алиев Р. Т.* Содержание ДНК в соматической клетке и хромосоме у полиплоидных форм пшеницы. — ДАН СССР, 1972, т. 203, № 4, с. 942—944. — *Гриф В. Г.* Цитофотометрическое изучение изменения количества ДНК у растений при низкой температуре. — Цитология, 1980, т. 22, № 10, с. 1185—1192. — *Гриф В. Г., Валович Е. М., Лебедева Н. В.* Параметры митотического цикла у двух видов *Trillium* L. — Цитология, 1980, т. 22, № 11, с. 1331—1338. — *Закирова Р. О.* Цитофотометрическое и кариологическое изучение видов рода *Allium*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1974. 29 с. — *Навашин М. С.* Хромо-

сомы и видообразование. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 11, с. 1615—1634. — *Навашин М. С.*, *Чуксанова Н. А.* Число хромосом и эволюция. — Генетика, 1970, т. 6, № 4, с. 71—83. — *Пешков М. А.* Микробиологические методы исследования при инфекционных заболеваниях. М.: Медгиз, 1949. 170 с. — *Турбин Н. В.*, *Бормотов В. Е.*, *Савченко В. К.*, *Матошко И. В.* Содержание нуклеиновых кислот в пыльце диплоидной и тетраплоидной сахарной свеклы. — ДАН СССР, 1965, т. 161, № 2, с. 463—465. — *Фельдман Н. Л.*, *Агапова Н. Д.*, *Каменцева И. Е.*, *Шухтина Г. Г.* Теплоустойчивость разных клеточных функций листьев и лепестков в роде *Ornithogalum*. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 356—364. — *Чуксанова Н. А.* Об изменчивости величины и формы хромосом и эволюции покрытосеменных растений. — Цитология, 1969, т. 11, № 7, с. 785—795. — *Battaglia E.* A simplified Feulgen method using cold hydrolysis. — Caryologia, 1957, vol. 9, N 217, p. 372—373. — *Bennett M. D.* Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. — Proc. Roy. Soc. Lond., 1972, Ser. B, vol. 181, p. 109—135. — *Bennett M. D.*, *Heslop-Harrison J. S.*, *Smith J. B.*, *Ward J. P.* DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals. — J. Cell Sci., 1983, vol. 63, p. 173—179. — *Bennett M. D.*, *Jellings A. J.* DNA content of colchicine-induced endopolyploid nuclei in *Vicia faba* L. — Heredity, 1975, vol. 35, N 2, p. 261—272. — *Bennett M. D.*, *Smith J. B.* The 4C nuclear DNA content of several *Hordeum* genotypes. — Canad. J. Genet. Cytol., 1971, vol. 13, N 3, p. 607—611. — *Bennett M. D.*, *Smith J. B.* Nuclear DNA amounts in angiosperms. — Philosoph. Trans. Roy. Soc. Lond., 1976, Ser. B, vol. 274, N 933, p. 227—274. — *Bhaskaran S.*, *Swaminathan M. S.* Metaphase chromosome length and DNA content in relation to polyploidy in *Triticum* species. — Exp. Cell Res., 1960, vol. 20, N 3, p. 598—599. — *Bullen M.*, *Rees H.* Nuclear variation in *Avena*. — Chromosoma (Berl.), 1972, vol. 39, N 1, p. 93—100. — *Cullen J.*, *Ratter J. A.* Taxonomic and cytological notes on Turkish *Ornithogalum*. — Not. Royal Bot. Gard. Edinburg, 1967, vol. 27, N 3, p. 292—344. — *Das P. K.* Chromosomes of diploid and triploid *Puschkinia libanotica* L. — Cur. Sci., 1977, vol. 46, N 6, p. 194—195. — *Dowrick G. J.*, *El Bayoumi A. S.* Nucleic acid content and chromosome morphology in *Chrysanthemum*. — Genet. Res., 1969, vol. 13, N 3, p. 241—250. — *El Lakany M. H.* DNA contents, ploidy levels, and relationships within the genus *Rosa* in Manitoba. — Atom. Energy Canada Limit. Rep., 1972a, AEGL, N 3960. 10 p. — *El Lakany M. H.* Quantitative variation in DNA as related to ploidy level and species in some wild roses. — Canad. J. Genet. Cytol., 1972b, vol. 14, N 2, p. 347—351. — *Jones R. N.*, *Brown L. M.* Chromosome evolution and DNA variation in *Crepis*. — Heredity, 1976, vol. 36, pt 1, p. 91—104. — *Jones R. N.*, *Rees H.* Nuclear DNA variation in *Allium*. — Heredity, 1968, vol. 23, pt 4, p. 591—605. — *Kapoor B. M.*, *Love A.* Chromosomes of Rocky Mountain *Ranunculus*. — Caryologia, 1970, vol. 23, N 4, p. 575—594. — *Levan A.* Cytological studies in *Allium*. IV. *Allium fistulosum*. — Svensk Bot. Tidskr., 1933, vol. 27, N 2, p. 211—232. — *McLeish J.*, *Sunderland N.* Measurements of deoxyribosenucleic acid (DNA) in higher plants by Feulgen photometry and chemical methods. — Exp. Cell Res., 1961, vol. 24, N 3, p. 527—540. — *Maggini F.*, *Bassi P.*, *Bianchi C.*, *Carmona M. J.* DNA content in *Ornithogalum montanum* (*Liliaceae*): correlation between molecular and cytological features. — Caryologia, 1980, vol. 33, N 2, p. 203—213. — *Martin P. G.* Variation in the amounts of nucleic acids in the cells of different species of higher plants. — Exp. Cell Res., 1966, vol. 44, N 1, p. 84—94. — *Martin P. G.*, *Shanks R.* Does *Vicia faba* have multi-stranded chromosomes? — Nature (Lond.), 1966, vol. 211, N 5049, p. 650—651. — *Nagl W.* The evolution of chromosomal DNA redundancy: ontogenetic laveral, versus phylogenetic tandem changes. — Nucleus, 1977, vol. 20, N 1, p. 10—27. — *Narayan R. K. J.*, *Rees H.* Nuclear DNA, heterochromatin and phylogeny of *Nicotiana* amphidiploids. — Chromosoma (Berl.), 1974, vol. 47, N 1, p. 75—83. — *Narayan R. K. J.*, *Rees H.* Nuclear variation in *Lathyrus*. — Chromosoma (Berl.), 1976, vol. 54, N 2, p. 141—154. — *Navashin M. S.* Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. — Zeitschr. Zellforsch., 1926, Bd 4, N 2, S. 171—215. — *Navashin M. S.* Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic probleme. — Cytologia, 1934, vol. 5, N 2, p. 169—203. — *Nirula S.*, *Bhaskaran S.*, *Swaminathan M. S.* Effect of linear differentiation of chromosomes on the proportionality between chromosome length and DNA content. — Exp. Cell Res., 1961, vol. 24, N 1, p. 160—162. — *Nishikawa K.*, *Furuta Y.* Comparison of DNA content per nucleus between Japanese and US varieties of common wheat. — Jap. J. Breed., 1967, vol. 18, N 1, p. 30—31. — *Nishikawa K.*, *Furuta Y.*, *Endo H.* Consideration of the chromosome evolution on the basis of nuclear DNA content and total chromosome length in *Lycoris*. — Jap. J. Genet., 1979, vol. 54, N 5, p. 387—396. — *Pai R. A.*, *Upadhya M. D.*, *Bhaskaran S.*, *Swaminathan M. S.* Chromosome diminution and evolution of polyploid species in *Triticum*. — Chromosoma (Berl.), 1961, vol. 12, N 4, p. 398—409. — *Pegington C.*, *Rees H.* Chromosome weights and measures in the *Triticinae*. — Heredity, 1970, vol. 25, N 2, p. 195—205.— *Rees H.*, *Cameron F. M.*, *Hazarika M. H.*, *Jones G. H.* Nuclear variation between diploid angiosperms. — Nature (Lond.), 1966, vol. 211, N 5051, p. 828—830. — *Rees H.*, *Hazarika M. H.* Chromosome evolution in *Lathyrus*. — Chromosomes Today, 1969, vol. 2, p. 158—165. — *Rees H.*, *Jones R. N.* The structural basis of quantitative variation in nuclear DNA. — Nature (Lond.), 1967, vol. 216, N 5117, p. 825—826. — *Rees H.*, *Jones R. N.* The origin of the wide species variation in nuclear DNA content. — Int. Rev. Cytol., 1972, vol. 32, N 1, p. 53—92. — *Rees H.*, *Walters M. R.* Nuclear DNA and the evolution of wheat. — Heredity, 1965, vol. 20,

pt 1, p. 73—82. — *Rothfels K.*, *Sexsmith E.*, *Heimburger M.*, *Krause M. O.* Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genera (*Ranunculaceae*). — Chromosoma (Berl.), 1966, vol. 20, N 1, p. 54—74. — *Smith J. B.*, *Bennett M. D.* DNA variation in the genus *Ranunculus.* — Heredity, 1975, vol. 35, pt 2, p. 231—239. — *Southern D. I.* Species relationships in the genus *Tulipa.* — Chromosoma (Berl.), 1967, vol. 23, N 1, p. 80—94. — *Sparrow A. H.*, *Nauman A. F.* Evolutionary changes in genome and chromosome size and in DNA content in the grasses. — Brookhaven Symp. Biol., 1974, vol. 25, p. 367—389. — *Sparrow A. H.*, *Nauman A. F.* Evolution of genome size by DNA doublings. — Science, 1976, vol. 192, p. 524—529. — *Stebbins G. L.* Chromosomal variation and evolution. — Science, 1966, vol. 152, N 3728, p. 1463—1469. — *Tanaka R.* DNA replication in *Chrysanthemum lineare*, *Ch. nipponicum* and their F_1 hybrid. — Bot. Mag. Tokyo, 1966, vol. 79, N 939, p. 447—456. — *Tanaka R.*, *Shimotomai N.* Karyotypes in four diploid species of *Chrysanthemum.* — Cytologia (Tokyo), 1961, vol. 26, N 3—4, p. 309—319. — *Teoh S. B.*, *Rees H.* Nuclear DNA amounts in populations of *Picea* and *Pinus* species. — Heredity, 1976, vol. 36, N 1, p. 123—137. — *Van't Hof J.* Relationships between mitotic cycle duration, S period duration and average rate of DNA synthesis in the root meristem cells of several plants. — Exp. Cell Res., 1965, vol. 39, N 1, p. 48—58. — *Verma S. C.*, *Rees H.* Nuclear DNA and the evolution of allotetraploid *Brassicae.* — Heredity, 1974, vol. 33, N 1, p. 61—68.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IX 1986.

SUMMARY

DNA content in the prophase nuclei of root tip meristematic cells stained according to Feulgen has been determined cytophotometrically in three allied species of the type subgenus *Ornithogalum*, having similar caryotypes. Insignificant differences in nuclear DNA content have been found in species investigated. It was in *O. arianum* (2n=2x=18) — 53.9; *O. tempskyanum* (2n=2x=18) — 47.3; *O. montanum* (2n=2x=18+2B) — 55.0; *O. montanum* (2n=2x=36+4B) — 109.7 pg. DNA content in the autotetraploid form of *O. montanum* was two times higher than in the diploid one. A correlation was shown between DNA content and volume of the chromosomes.

УДК 576.312.37 : 582.738 (479)

К. Ф. Ефимов

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА *VICIA* (*FABACEAE*) ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

K. F. YEFIMOV. CARYOLOGICAL STUDY OF THE SPECIES OF THE GENUS *VICIA* (*FABACEAE*) FROM THE CENTRAL CAUCASUS

Проведено кариологическое изучение 13 видов рода *Vicia* горных и равнинных районов Северной Осетии, горных районов Грузии и Кабардино-Балкарии. Кариотипы видов *V. ciliatula* (2n=10), *V. balansae* (2n=14), *V. truncatula* (2n=14), *V. alpestris* (2n=28+B, 42) описаны впервые. Виды *V. alpestris* (2n=28+B, 42) и *V. tenuifolia* (2n=12, 24) имели в разных популяциях различную плоидность. Констатируется сходство строения кариотипов видов *V. balansae* и *V. truncatulae*.

Род *Vicia* L. — один из больших родов сем. *Fabaceae*, насчитывающий около 150 видов (Гроссгейм, 1952), распространенных в Старом и Новом свете. Из них на территории СССР произрастает 82 вида (Федченко, 1948).

Кариология видов данного рода изучалась многими советскими и зарубежными исследователями. Первые работы относятся к началу XX в. и касаются главным образом введенных в культуру видов (см. сводку Senn, 1938). Затем круг исследований был расширен за счет дикорастущих видов (Sakamura, 1920; Свешникова, 1927; Маркова, 1938; Coutinho, 1945, и др.).

Кариотипы вик Кавказа изучали E. Heitz (1931), А. Г. Араратян (1936). В работах А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948), А. К. Станкевич (1965), А. Д. Раджи (1966), Н. А. Чуксановой (1967) приводятся хромосомные числа видов, произрастающих на Кавказе.

Несмотря на большое число работ и на то, что некоторые виды рода являются традиционным объектом кариологического изучения, решение проблем, связанных с *Vicia*, далеко от завершения. Для многих районов СССР, в том числе для Центрального Кавказа, виды этого рода кариологически изучены мало или остаются неизученными. Исследование в этих районах может расширить наши знания о данном роде.

Материал и методика

Были изучены кариотипы 13 видов рода *Vicia* из ряда равнинных и горных районов Центрального Кавказа (табл. 1). Сбор материала (гербарных образцов и семенного) производили в 1985—1986 гг.

Зрелые семена скарифицировали, проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при температуре около 20 °С. Кончики корней 2—3-дневных проростков подвергали предобработке последовательно 0.03 % колхицином (0.5 ч) и 0.2 М 8-гидрооксихинолином (1.5 ч) с дальнейшей фиксацией спиртово-уксусным фиксатором (3 : 1), затем проводили холодный гидролиз в 50 % HCl в течение 20—25 мин и окрашивали по Фельгену. Давленые препараты кончиков корешков после обезвоживания в этиловом и бутиловом спиртах и переведения в ксилол заклеивали канадским бальзамом. Метафазные

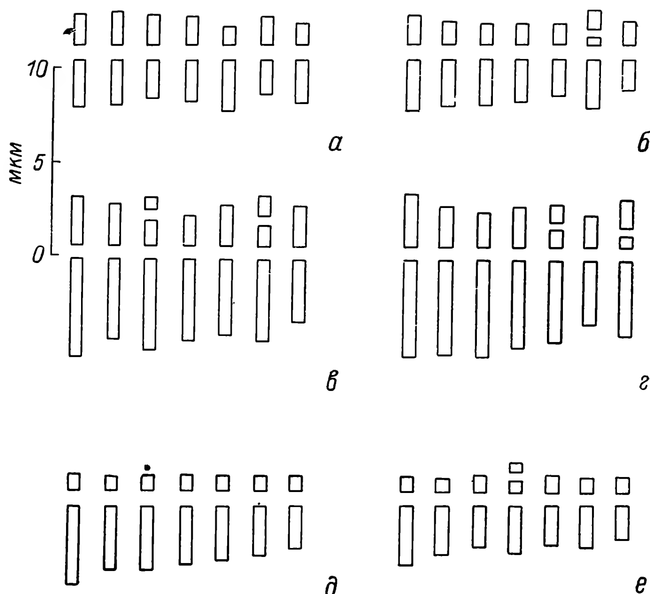


Рис. 1. Кариограммы видов рода *Vicia* с основным числом хромосом x=7.
а — *V. hirsuta*, *б* — *V. tetrasperma*, *в* — *V. balansae*, *г* — *V. truncatula*, *д* — *V. grandiflora*, *е* — *V. sepium*.

пластинки фотографировали. На фотографиях (см. таблицу на вклейке) измеряли длину плеч хромосом и спутников, а также диаметр хроматид. По усредненным данным измерений строили кариограммы (рис. 1—3). На рисунках кариотипы представлены в виде гаплоидных наборов.

Для оценки и сравнения кариотипов вычисляли следующие величины.

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом и места сбора исследованных видов рода *Vicia*

Подрод, вид	2n	Место сбора
Ervum		
Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray	14	СОАССР, окр. г. Малгобек
V. tetrasperma (L.) Schreb.	14	СОАССР, окр. пос. Бекан
Cracca		
V. alpestris Stev.	28+B	ГССР, Казбегский р-н, с. Окрокана
V. alpestris Stev.	42	СОАССР, Дигорское ущ., с. Мацута
V. cracca L.	28	СОАССР, Суаргомское ущ.
V. tenuifolia Roth	12	СОАССР, окр. г. Малгобек
V. tenuifolia Roth	24	СОАССР, окр. с. Старый Батакаюрт
V. cassubica L.	12	СОАССР, окр. г. Орджоникидзе
V. semiglabra Rupr. ex Boiss.	10	КБАССР, ущ. Адыр-су
Vicia		
V. angustifolia L.	12	СОАССР, окр. г. Малгобек
V. ciliatula Lipsky	10	СОАССР, окр. г. Малгобек
V. grandiflora Scop.	14	СОАССР, окр. г. Малгобек
V. balansae Boiss.	14	СОАССР, Суаргомское ущ.
V. truncatula Fisch. ex Bieb.	14	ГССР, Казбегский р-н, с. Окрокана
V. sepium L.	14	СОАССР, окр. с. Балта

Рис. 2. Кариограммы видов рода *Vicia* с основными числами хромосом x=5, 6.

а — V. angustifolia, б — V. ciliatula, в — V. cassubica, г — V. semiglabra.

1. Центромерный индекс

$$I^c = \frac{s}{s+l} 100\%,$$

где I^c — центромерный индекс, s — длина короткого плеча, l — длина длинного плеча. Длину спутников учитывали отдельно (табл. 2—4).

2. Суммарная длина хромосомного набора

$$L = \Sigma s + \Sigma l + \Sigma l_{sat},$$

где L — длина хромосомного набора, Σl_{sat} — суммарная длина спутников.

3. Индекс асимметрии хромосомного набора

$$I^a = \frac{\Sigma s + \Sigma l_{sat}}{L} 100\%,$$

где I^a — индекс асимметрии.

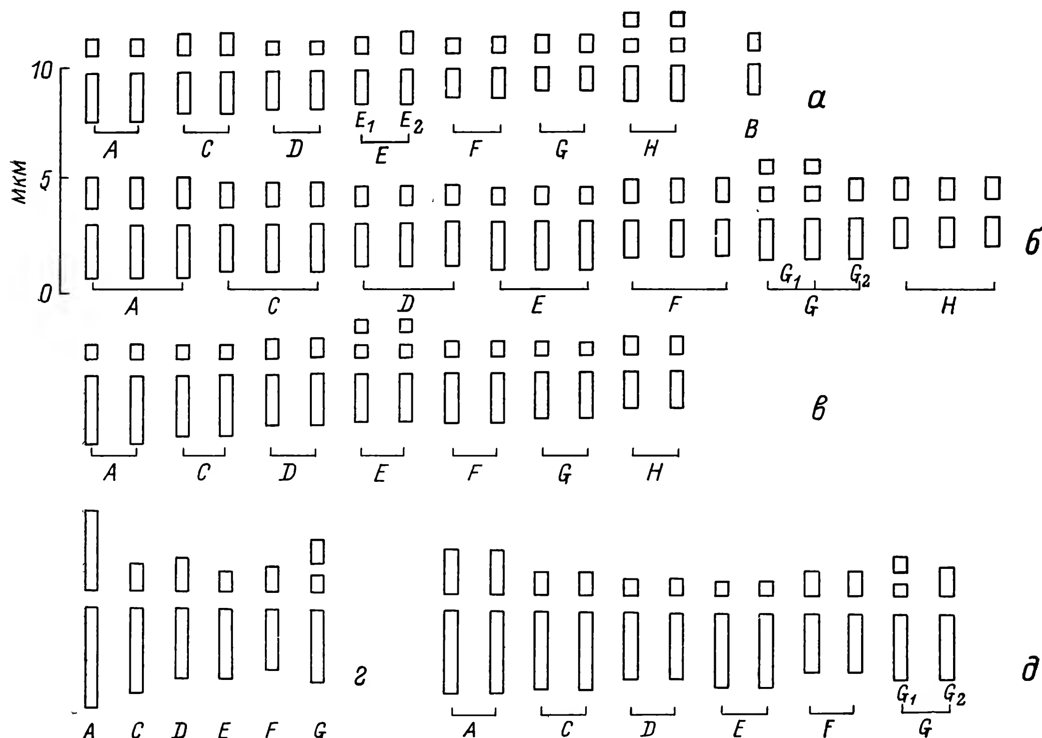


Рис. 3. Кариограммы членов полиплоидных рядов видов рода *Vicia*.

а — V. alpestris (2n=28+B), *б — V. alpestris* (2n=42), *в — V. cracca* (2n=28), *г — V. tenuifolia* (2n=12), *д — V. tenuifolia* (2n=24).

ТАБЛИЦА 2

Длины плеч хромосом (l, s, мкм), их центромерные индексы (I^c, %), длины хромосомных наборов (L, мкм), диаметры хроматид (d, мкм), индексы асимметрии хромосомных наборов (I^a, %) диплоидных видов рода *Vicia* с основным числом x=7

Вид	s, l, I^c	Номер пары хромосом							L	d	I^a
		I	II	III	IV	V	VI	VII			
V. hirsuta	s	1.66	1.42	1.66	1.38	0.88	1.50	0.80	50.8	0.50	36.8
	l	2.24	2.42	2.10	2.28	2.62	1.80	2.48			
	I^c	42.6	37.0	44.1	37.7	25.1	45.5	24.4			
V. tetrasperma	s	1.60	1.20	1.18	1.12	1.10	0.2+ +1.0	1.20	48.2	0.74	37.1
	l	2.60	2.50	2.40	2.30	2.10	2.00	1.70			
	I^c	38.1	32.4	33.0	32.8	34.4	9.1	41.4			
V. balansae	s	2.60	2.20	1.2+ +0.76	1.64	1.92	0.9+ +0.9	2.00	88.2	0.80	32.2
	l	5.00	4.20	4.80	4.40	3.80	4.38	3.40			
	I^c	34.2	34.4	20.0	27.2	33.6	17.0	37.0			
V. truncatula	s	2.92	2.00	1.86	2.04	1.02+ +0.88	1.74	0.44+ +1.7	92.1	0.84	31.7
	l	5.26	5.02	5.10	4.48	4.20	3.36	4.04			
	I^c	35.7	28.5	26.7	31.3	19.5	34.1	9.8			
V. grandiflora	s	0.84	0.86	0.84	0.88	0.94	0.92	0.94	55.4	0.65	22.5
	l	4.02	3.36	3.34	3.14	2.90	2.58	2.12			
	I^c	17.3	20.4	20.1	21.9	24.5	26.3	30.7			
V. sepium	s	0.90	0.76	0.84	0.54+ +0.48	0.80	0.76	0.78	43.4	0.72	27.0
	l	3.00	2.40	2.10	2.40	2.10	2.08	1.76			
	I^c	29.1	24.1	28.6	18.4	27.6	26.8	30.7			

Классификацию индивидуальных хромосом по морфологическому типу производили по центромерному индексу (Агапова, Гриф, 1982):

Метацентрические — 50.0—37.5 %
Субметацентрические — 37.4—25.0 %
Субакроцентрические — 24.9—12.5 %
Акроцентрические — 12.4—0 %
Телоцентрические — хромосомы, длины коротких плеч которых меньше толщин хроматид

Хромосомы наборов полиплоидных форм были разделены нами на группы и подгруппы предполагаемых гомологов. Группы и подгруппы обозначали буквами латинского алфавита (A, C, D, E_1, E_2, F, G_1, G_2, H и дополнительные хромосомы — B) по тому же принципу, что и нумерация пар гомологов диплоидов, т. е. по мере убывания длины хромосом (рис. 3; табл. 4).

Результаты исследования

Диплоидные виды, имеющие основное число x=7

Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray. (2n=14). Однолетний равнинный вид. Впервые кариологически изучался Свешниковой (1927). При исследовании кариотипа нами выделены следующие типы хромосом: I, III, IV, VI пары — метацентри-

ТАБЛИЦА 3

Длины плеч хромосом (s, l, мкм), их центромерные индексы (I^c, %), длины хромосомных наборов (L, мкм), диаметры хроматид (d, мкм), индексы асимметрии хромосомных наборов (I^a, %) диплоидных видов рода *Vicia* с основными числами x=5, 6

Вид	s, l, I^c	Номер пары хромосом						L	d	I^a
		I	II	III	IV	V	VI			
V. angustifolia	s	0.96	0.72	0.74	0.74	0.62	0.40	35.7	0.60	23.3
	l	3.20	2.96	2.72	1.94	1.2+ +0.42	1.24			
	I^c	23.1	19.7	21.4	27.6	34.1	23.8			
V. cassubica	s	2.00	2.20	1.32	1.46	0.7+ +0.7	1.12	52.3	0.70	36.3
	l	3.60	3.00	3.00	2.20	2.66	2.20			
	I^c	35.7	42.3	30.6	39.9	20.8	33.7			
V. ciliatula	s	3.30	1.46+ +4.34	1.80	1.66	1.44		87.3	0.80	32.1
	l	5.5+ +2.0	6.48	5.54	5.26	4.86				
	I^c	37.5	18.4	24.5	24.0	22.9				
V. semiglabra	s	1.22	1.36	2.68	1.12	1.00		53.8	0.76	27.4
	l	4.80	4.20	2.74	4.00	3.80				
	I^c	20.3	24.5	49.4	21.9	20.8				

ТАБЛИЦА 4

Длины плеч хромосом (s, l, мкм), их центромерные индексы (I^c, %), длины хромосомных наборов (L, мкм), диаметры хроматид (d, мкм), индексы асимметрии хромосомных наборов (I^a, %) членов полиплоидных рядов видов рода *Vicia* с основными числами x = 6, 7

Виды, их числа хромосом	s, l, I^c	Гомологические группы хромосом										L	d	I^a
		A	C	D	E_1	E_2	F	G_1	G_2	H	B			
V. alpestris, 2n = 28 + B	s	0.8	0.86	0.78	0.78	0.90	0.78	0.70		0.5+0.64	0.8	75.6	0.5	32.3
	l	2.22	1.96	1.84	1.74	1.74	1.68	1.20		1.80	1.4			
	I^c	26.5	30.5	29.7	31.0	34.1	31.7	36.8		21.7	36.3			
V. alpestris, 2n = 12	s	1.40	1.10	0.72	0.82		1.14	0.46+0.7	1.16	1.06		125.1	0.7	35.5
	l	2.24	2.08	2.20	2.00		1.65	1.88	1.88	1.40				
	I^c	38.4	34.5	24.7	29.1		40.9	19.7	38.2	43.1				
V. cracca, 2n = 28	s	0.64	0.68	0.92	0.56+0.42		0.74	0.66		0.82		82.5	0.6	26.4
	l	2.94	2.60	2.00	2.20		2.00	1.90		1.54				
	I^c	17.9	20.7	31.5	20.3		27.0	25.8		34.7				
V. tenuifolia, 2n = 12	s	3.40	0.98	1.34	1.06		1.20	0.6+0.8				59.6	0.5	31.5
	l	4.40	3.80	3.00	3.20		2.80	3.20						
	I^c	43.6	20.5	30.9	24.9		30.0	15.8						
V. tenuifolia, 2n = 24	s	2.84	1.30	1.50	0.86		1.24	0.5+1.0	1.50			112.7	0.7	32.9
	l	3.68	3.40	2.94	3.20		2.72	3.00	3.00					
	I^c	43.6	27.7	33.8	21.2		31.3	14.3	33.3					

ческие хромосомы; II, V — субметацентрические; VII — акроцентрические (рис. 1; см. таблицу на вклейке; табл. 2). Хромосомы набора в целом имеют длину 3.0—4.0 мкм и толщину около 1 мкм.

Vicia tetrasperma (L.) Schreb. (2n=14). Однолетний равнинный вид. Описание кариотипа впервые дано Свешниковой (1927). Согласно нашим данным, хромосомный набор содержит следующие типы хромосом: I, VII пары — метацентрические хромосомы; II—V — субметацентрические; VI — телоцентрические с крупными спутниками (рис. 1; см. таблицу на вклейке; табл. 2). Хромосомы имеют длину 3.0—4.0 мкм, толщину около 1.5 мкм.

Vicia balansae Boiss. (2n=14). Многолетний вид, распространен от нижнего до верхнего горного пояса. Число хромосом впервые опубликовано в работе Соколовской, Стрелковой (1948) для Кавказа. Хромосомы набора распределены нами по типам следующим образом: I, II, IV, VI, VII пары — субметацентрические хромосомы; III, VI — субакроцентрические с большими спутниками (рис. 1; см. таблицу на вклейке). Хромосомы набора крупнее, чем у двух предыдущих видов, имеют длину 5.0—8.0 мкм и толщину около 1.6 мкм. Исследование кариотипа проведено впервые.

Vicia truncatula Fisch. ex Bieb. (2n=14). Многолетний вид, встречается от нижнего до верхнего горного пояса. Число хромосом определено нами впервые. Исследование кариотипа показывает следующие типы хромосом набора: I—IV, VI пары — субметацентрические хромосомы; V — субакроцентрические с крупными спутниками (0.88 мкм); VII — телоцентрические с крупными спутниками (1.7 мкм). Размеры хромосом набора сравнимы с размерами их у вида, рассматриваемого выше: длина 5.0—8.0 мкм, толщина около 1.7 мкм (рис. 1; см. таблицу на вклейке; табл. 2).

Vicia sepium L. (2n=14). Многолетний вид, распространен от равнин до верхнего горного пояса. Кариотип исследовался впервые Свешниковой (1927). Согласно нашим данным, в наборе имеются следующие типы хромосом: III пара — метацентрические хромосомы; I, V—VII — субметацентрические; II — субакроцентрические; IV — телоцентрические со спутниками (рис. 1; см. таблицу на вклейке; табл. 2). Размеры хромосом: 2.5—4.0 мкм дл. и около 1.4 мкм шир.

Vicia grandiflora Scop. (2n=14). Одно-двухлетний вид, произрастающий на равнине. Кариотип впервые изучался Свешниковой (1927). Хромосомы набора разделяются по следующим морфологическим типам: VI, VII пары — субметацентрические хромосомы; I—V — субакроцентрические, хромосомы III пары несут на коротких плечах точечные спутники (рис. 1; см. таблицу на вклейке). Размеры хромосом набора: 3.0—5.0 мкм дл. и около 1.3 мкм по толщ.

Диплоидные виды с основными числами x=5 и x=6

Vicia angustifolia L. (2n=12). Однолетний вид, распространен от равнин до среднего горного пояса. Кариологическое изучение его впервые проведено Свешниковой (1927). Согласно нашим данным, в наборе наблюдаются следующие типы хромосом: IV, V пары — субметацентрические хромосомы; I—III, VI — субакроцентрические, хромосомы V пары несут на длинных плечах спутники (рис. 2; см. таблицу на вклейке; табл. 3). Размеры хромосом набора: 1.5—4.0 мкм дл. и около 1.2 мкм толщ.

Vicia cassubica L. (2n=12). Многолетний вид, встречается от равнин до среднего горного пояса. Число впервые приводится в работе F. Činčura (1962) для Словакии. Среди хромосом набора можно выделить следующие морфологические типы: II, IV пары — метацентрические хромосомы; I, III, VI — субметацентрические; V пара — субакроцентрические со спутниками на коротких плечах (рис. 2; см. таблицу на вклейке; табл. 3). Хромосомы набора имеют 5.0—6.0 мкм дл. и 1.4 мкм толщ.

Vicia ciliatula Lipsky (2n=10). Одно-двухлетний вид, встречающийся на равнине. Хромосомное число впервые приводится в работе Н. А. Чуксановой (1967) для Кавказа. Исследование кариотипа проведено нами впервые. Среди хромосом набора можно выделить следующие их типы: I пара — субметацентрические с крупными спутниками на длинных плечах; II—V — субакроцентрические, хромосомы II пары несут на коротких плечах очень крупные спутники (4.34 мкм).

При изучении хромосом I пары наличия спутничной нити нами не отмечено; можно сделать предположение, что в данном случае мы имеем дело со вторичными перетяжками. Тогда хромосомы I пары также субакроцентрические. Хромосомы набора (с учетом спутников) имеют длину 6.0—11.0 мкм, толщину около 1.6 мкм.

Vicia semiglabra Rupr. ex Boiss. (2n=10). Многолетний вид, встречается от верхнего до субальпийского горного пояса. Число хромосом для него впервые приводится в работе Чуксановой (1967) для Кавказа. По нашим данным, в наборе присутствуют следующие типы хромосом: III пара — метацентрические хромосомы; I, II — субметацентрические; IV, V — субакроцентрические, IV пара несет точечные спутники на коротких плечах (рис. 2; см. таблицу на вклейке; табл. 3). Хромосомы имеют длину 5.0—6.0 мкм и толщину около 1.5 мкм.

Виды рода *Vicia*, имеющие полиплоидные формы, с основными числами x=6 и x=7

Vicia alpestris Stev. (2n=28+B). Многолетний вид, распространен от верхнего до субальпийского горного пояса. Определение числа хромосом и частично исследование кариотипа впервые произведены E. Heitz (1931), вероятно, для Кавказа. Для хромосом набора можно выделить следующие их морфологические типы: хромосомы групп A—G — субметацентрические, группы H — акроцентрические спутничные. Дополнительная хромосома B по типу субметацентрическая. Каждая гомологическая группа состоит из четырех хромосом; подгруппы E_1 и E_2 содержат по две хромосомы. Различие между подгруппами состоит в разной длине коротких плеч у членов подгрупп E (рис. 3; табл. 4). Длина хромосом набора 2.0—3.0 мкм, толщина 1.0 мкм.

Vicia alpestris (2n=42). Данное число для гексаплоидной формы этого вида впервые определено нами (Ефимова, Ефимов, 1986). В наборе хромосом мы выделили следующие их типы: хромосомы групп A, F, H и подгруппы G_2 — метацентрические; групп C, E — субметацентрические; группы D и подгруппы G_1 — субакроцентрические. Хромосомы подгруппы спутничные. Каждая группа включает в себя шесть хромосом, из шести хромосом группы G четыре (подгруппа G_1) являются спутничными, две без спутников (подгруппа G_2) (рис. 3). Длина индивидуальных хромосом набора 2.5—4.0 мкм, толщина 1.4 мкм.

Vicia cracca L. (2n=28). Многолетний вид, произрастает от равнин до верхнего горного пояса. Впервые кариологически изучен Свешниковой (1927). Хромосомы набора можно разделить по следующим типам: хромосомы групп A, C, E — субакроцентрические; групп D, F, G — субметацентрические; группы H — метацентрические. Хромосомы группы E — спутничные. Каждая группа тетраплоидного набора содержит четыре хромосомы. Длина хромосом набора 2.0—4.0 мкм, толщина около 1.2 мкм.

Vicia tenuifolia Roth. (2n=12). Многолетний вид, произрастает от равнин до нижнего горного пояса. Число 2n=12 для него впервые указывается в работе Činčura (1962) для Словакии. В наборе нами выделены следующие типы хромосом: пара A — метацентрические хромосомы; пары D, F — субметацентрические; пары C, E, G — субакроцентрические. Хромосомы пары несут на корот-

ких плечах спутники. Длина хромосом набора 4.0—6.5 мкм, толщина около 0.5 мкм.

Vicia tenuifolia (2n=24). Число и описание кариотипа впервые приводятся в работе Свешниковой (1927). Согласно нашим данным, набор хромосом содержит следующие их морфологические типы: группа A — метацентрические хромосомы; группы C, D, F и подгруппа G_2 — субметацентрические; группа E и подгруппа G_1 — субакроцентрические, причем хромосомы подгруппы G_1 спутничные. Каждая группа тетраплоидного набора содержит четыре хромосомы, подгруппы G_1 и G_2 — по две. Размеры хромосом набора: 4.0—8.0 мкм дл. и около 1.4 мкм толщ.

Обсуждение

Проведенное исследование обнаруживает значительное разнообразие в строении кариотипов у видов рода *Vicia*.

Все 3 известных ранее основных числа рода (x=5, 6, 7) были обнаружены в процессе изучения. Из 13 рассматриваемых видов основное число 5 зафиксировано у двух, x=6 — у трех, x=7 — у восьми видов. Три вида образуют полиплоидные ряды, ряд вида *V. alpestris* содержит единственный известный для рода гексаплоид (2n=42).

Заметно значительное разнообразие таких величин, как суммарные длины хромосомных наборов (от 35.7 мкм у *V. angustifolia* до 125.1 мкм у гексаплоида *V. alpestris*), индексы асимметрии наборов (от 22.5 % у *V. grandiflora* до 37.1 % у *V. tetrasperma*). По толщинам хроматид наборы также различались (табл. 2—4).

Из 98 пар, групп и подгрупп гомологических хромосом бо́льшая часть приходится на субметацентрические (38) и субакроцентрические (31) хромосомы (табл. 5).

Полное отсутствие спутничных хромосом зафиксировано лишь для *V. hirsuta*. Остальные виды имеют в составе кариотипов спутничные хромосомы со спутниками разных типов: точечные (*V. semiglabra*, *V. grandiflora*) на коротких плечах; спутники на длинных плечах у *V. angustifolia* и, вероятно, *V. ciliatula*,

ТАБЛИЦА 5

Распределение хромосом по морфологическим типам у 13 видов рода *Vicia*

Вид	Тип хромосом гомологических пар, групп и подгрупп / из них спутничных				
	метацентрические	субметацентрические	субакроцентрические	акроцентрические	телоцентрические
V. hirsuta	4/0	2/0	—	1/0	—
V. tetrasperma	2/0	4/0	—	—	1/1
V. balansae	—	5/0	2/2	—	—
V. truncatula	—	5/0	1/1	—	1/1
V. grandiflora	—	2/0	5/1	—	—
V. sepium	1/0	4/0	1/0	—	1/1
V. angustifolia	—	2/1	4/0	—	—
V. ciliatula	1/1	—	4/1	—	—
V. cassubica	2/0	3/0	1/1	—	—
V. semiglabra	1/0	2/0	2/1	—	—
V. alpestris (2n=28+B)	—	8/0	1/1	—	—
V. alpestris (2n=42)	4/0	2/0	2/1	—	—
V. cracca	1/0	3/0	3/1	—	—
V. tenuifolia (2n=12)	1/0	2/0	3/1	—	—
V. tenuifolia (2n=24)	1/0	4/0	2/1	—	—
Всего	18/1	38/1	31/12	1/0	3/3

хотя в последнем случае спутничная нить нами не отмечена. Девять видов имели хромосомы со спутниками различной длины (от 0.42 мкм у *V. alpestris* до 4.34 мкм у *V. ciliatula*) на коротких плечах. В 12 случаях из 17 спутники разных типов были приурочены к субметацентрическим хромосомам (табл. 5). Как показал H. Senn (1938), распределение основных чисел рода (x=5, 6, 7) не отражает секционного деления рода.

Одним из признаков, выделяющих из ряда остальных вики секции *Cracca* в объеме, предлагаемом А. Д. Раджи (1966), является полиплоидность входящих в нее видов. Среди изучаемых нами такими видами были три: *V. alpestris* (2n=14, 28, 42), *V. cracca* (2n=14, 28) и *V. tenuifolia* (2n=12, 24).

Тетраплоид *V. alpestris* известен давно (2n=28, Heitz, 1931; Чуксанова, 1967), хромосомные числа 2n=14, 42, обнаруженные нами, образуют с ним трехчленный полиплоидный ряд.

Из членов полиплоидного ряда *V. cracca* мы обнаружили лишь тетраплоид с 2n=28, зафиксированный многими авторами для других районов: Свешниковой для Московской обл., Činčura (1981) для Словакии, G. Roti-Michelozzi (1984) для Италии. Диплоидная форма, нами не обнаруженная, отмечалась для Польши (Rousi, 1963), Венгрии (Bakšay, 1954), различных точек сибирской части ареала вида (Крогулевич, Ростовцева, 1984; Никифорова, 1984), а также для Западного Кавказа (Станкевич, 1965).

Число 2n=12 рядом авторов было отнесено также к виду *V. cracca* (Sakamura, 1920; Маркова, 1938; Свешникова, 1979), А. К. Станкевич считает данное число относящимся к *V. tenuifolia* на основании черт внешней морфологии и кариологических признаков, отмечая, что «диплоид (2n=12) значительно тоньше и нежнее тетраплоида (2n=24)» (Станкевич, 1965: 157). Изучение гербарных образцов, собранных нами, не показало таких внешнеморфологических отличий между диплоидной и тетраплоидной формами. Но мы присоединяемся к выводу о принадлежности числа 2n=12 к виду *V. tenuifolia*. Изучение кариограмм (рис. 3) свидетельствует, по нашему мнению, об автотетраплоидном происхождении формы с 2n=24. На это указывают близкие значения индексов асимметрии, а также сходство многих гомологических групп обеих форм.

При составлении кариограмм полиплоидов в трех случаях нами выделены группы хромосом, включающие в себя различные их морфологические типы. Так, в группе E тетраплоидной формы *V. alpestris* короткие плечи гомологов подгруппы E_1 на 0.12 мкм короче, чем у гомологов подгруппы E_2. Не исключено, что это различие является следствием межхромосомной транслокации, происшедшей, возможно, еще на диплоидном уровне эволюции вида.

Группа G хромосомного набора гексаплоидной формы того же вида (рис. 3) также является «смешанной». Из 6 ее хромосом 4 спутничные субакроцентрические (подгруппа G_1), 2 метацентрические (подгруппа G_2). Они объединены нами в одну группу, поскольку длинные плечи у хромосом обеих подгрупп равны, а сумма длин спутников и несущих их коротких плеч в подгруппе G_1 равна сумме коротких плеч в подгруппе G_2. По тому же принципу нами выделена группа G у тетраплоида *V. tenuifolia* (рис. 3), в которую входят 2 спутничные субакроцентрические и 2 субметацентрические хромосомы.

В последних двух случаях неясен механизм, приведший к образованию хромосом без спутников, размеры которых сопоставимы с размерами спутничных хромосом из той же группы, поскольку гипотеза об исчезновении спутничной нити в результате ряда внутрихромосомных перестроек кажется нам слишком громоздкой.

V. semiglabra, имеющий необычное число хромосом 2n=10, входит в группу видов, выделенных по этому признаку Раджи (1966) в особую секцию *Variegatae* Radzhi. Наши исследования, как и исследования других авторов (Араратян, 1936; Чуксанова, 1967; Mettin, Hanelt, 1968), не выявили у видов данной группы полиплоидных форм, хотя внешнеморфологически они близки к видам секции

Cracca. Это подтверждает гипотезу о вторичности происхождения основного числа x=5 и его малой устойчивости по сравнению с другими основными числами рода (Fernandes, Queiros, 1978).

Изучение кариотипов видов подрода *Vicia* (рис. 1, 2) показывает разнообразие в строении отдельных хромосом и в характеристиках кариотипов в целом (табл. 2, 3). Характеризует подрод и наличие видов со спутниками на длинных плечах хромосом, о которых было сказано выше. Это отмечено для видов подрода и другими авторами (Coutinho, 1945; Ladzinsky, 1977). Необходимо отметить, что как в нашем исследовании, так и в литературе отсутствуют упоминания о полиплоидах среди видов подрода как однолетних, так и многолетних (многолетники *V. sepium*, *V. balansae*, *V. truncatula*), хотя полиплоидность связывается Свешниковой с многолетностью. По мнению данного автора, полиплоидные формы явились «следствием осенних заморозков, и так как влияние заморозков на вегетативные части многолетников повторялось ежегодно, то получались условия, благоприятные для удвоения наборов хромосом» (Свешникова, 1927 : 56). Это позволяет предположить, что полиплоидность одних видов и диплоидность других зависят не только от экологических факторов.

Говоря о многолетних видах *V. balansae* и *V. truncatula*, необходимо упомянуть о чертах сходства их кариотипов. Такие черты, как одинаковое число хромосом (2n=14), близость по величине длин хромосомных наборов и индексов асимметрии, наличие в обоих случаях 4 спутничных хромосом, подтверждают близкое родство данных видов, которые в лабораторных условиях различаются разным временем прорастания семян (3—4 сут для *V. balansae* и 25—30 сут для *V. truncatula*), а в природе хорошо различимы как габитуально, так и экологически.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. Изучены кариотипы 13 видов рода *Vicia* из 15 популяций Центрального Кавказа, из них в четырех случаях — впервые.

2. Установлено наличие нового полиплоидного ряда (2n=14, 28, 42) для высокогорного вида *V. alpestris* Stev., гексаплоидная форма которого является единственным известным гексаплоидом рода.

3. Из изученных видов полиплоиды характерны только для видов, принадлежащих к секции *Cracca*.

4. Близость строения кариотипов подтверждает близкое родство видов *V. balansae* Boiss. и *V. truncatula* Fisch. ex Bieb.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Араратян А. Г.* К кариологии южнокавказских видов *Vicia*. — Тр. Гос. ун-та АрмССР. Ереван, 1936, т. 1, сер. 2, с. 207—215. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 453 с. — *Ефимова В. А., Ефимов К. Ф.* Кариологическое изучение представителей рода *Vicia* L. Центрального Кавказа. — В кн.: Тез. докл. на заседании секции генетического аспекта проблемы «Человек и биосфера». Орджоникидзе, 1986, с. 152. — *Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С.* Род *Vicia*. — В кн.: Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984, с. 179—180. — *Маркова Л. Г.* Кариосистематический анализ *Vicia cracca* L. и *V. biennis* L. — Тр. биол. НИИ. Томск, 1938, т. 5, с. 229—245. — *Никифорова О. Д.* Кариологический анализ сибирских видов рода *Vicia*. — Цитология, 1984, т. 26, № 10, с. 1124—1130. — *Раджи А. Д.* Кавказские виды рода *Vicia* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Махачкала, 1966. 24 с. — *Свешникова И. Н.* Кариологический очерк рода *Vicia* L. — Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1927, т. 17, вып. 3, с. 37—72. — *Свешникова И. Н.* Цитогенетика рода *Vicia*. М.: Наука, 1979. 153 с. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. — В кн.: Уч. зап. пед. ин-та им. Герцена. Т. 66. Л., 1948, с. 195—216. — *Станкевич А. К.* Морфологические, кариологические и экологические особенности *V. cracca* L. и *V. tenuifolia* Roth. — Сб. тр. аспир. и мол. науч. сотр. ВИР. Л., 1965, 6 (10), с. 151—160. — *Федченко Б. А.* Род горошек — *Vicia*. — В кн.: Флора СССР. Т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 406—476. — *Чуксанова Н. А.* Хромосомные числа некоторых видов флоры СССР

из семейства *Leguminosae* Juss. — Бот. журн., 1967, т. 53, № 1, с. 58—68. — *Bakšay L.* Chromosomenstudien an den ungarischen *Vicia*-Arten. — An. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 1954, Bd 5, S. 139—148. — *Činčura F.* Poznatky k cytologii druhu *Vicia cassubica* L. zo slovenskych lokatif. — Biologia, 1962, t. 17, N 4, S. 300—303. — *Činčura F. Vicia cracca* agg. in der Slovakei. — Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen. Bot., 1981, Bd 28, S. 77—94. — *Coutinho L. de A.* Novos subsidios para a cariológia do genero *Vicia* L. — Bol. Soc. Broteriana, 1945, t. 19, N 2a, p. 449—455. — *Fernandes A., Queiros M.* Contribution a la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. IV. *Leguminosae* (Supl. 3). — Bol. Soc. Broteriana, 1978, t 52, p. 79—146. — *Heitz E.* Nucleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia* — Planta (Berlin), 1931, Bd 15, N 3, S. 495—505. — *Ladzinsky G.* Chromosomal polymorphism in wild populations of *Vicia sativa* L. — Caryologia, 1977, vol. 31, p. 233—241. — *Mettin D., Hanelt P.* Bemerkungen zur Karyologie und Systematik einiger Sippen der Gattung *Vicia* L. — Feddes Repert., 1968, vol. 77, N 1, p. 11—30. — *Roti-Michelozzi G.* Biosystematic investigations on North-Western Italian populations of the «Vicia cracca» aggregate. Preliminary observations. — Webbia, 1984, vol. 38, p. 815—827. — *Rousi A.* Cytotaxonomical studies on *Vicia cracca* L. and *V. tenuifolia* Roth. I. Chromosome numbers and karyotype evolution. — Hereditas, 1963, vol. 47, N 1, p. 81—111. — *Sakamura T.* Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderen Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. — J. Col. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1920, vol. 39, S. 1—221. — *Senn H. A.* Chromosome number relationships in the *Leguminosae*. — In: Bibliographia genetica. Hague, 1938, vol. 12, p. 175—345.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VII 1987.

SUMMARY

Caryological study of 13 species of the genus *Vicia* from mountain and plain regions of the North Ossetia, from mountain regions of Georgia and Kabardino-Balkaria has been carried out. Caryotypes of the species *V. ciliatula* (2n=10), *V. balansae* (2n=14), *V. truncatula* (2n=14), *V. alpestris* (2n=42) have been described for the first time. The species *V. alpestris* (2n=28+B, 42) and *V. tenuifolia* (2n=12, 24) possessed different ploidity in different populations. The resemblance of caryotype structure of the species *V. balansae* and *V. truncatula* is stated.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 581.9 : 551.782.13 (478.9)

А. Г. Штефырца

О РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ С. СЕВЕРИНОВКА В МОЛДАВИИ (ПО ОТПЕЧАТКАМ ЛИСТЬЕВ)

A. G. SHTEPHYRTZA. ON THE EARLY SARMATIAN FLORA OF THE VILLAGE SEVERINOVKA IN MOLDAVIA (BASED ON LEAF IMPRINTS)

Описаны и изображены *Pinus* cf. *taedaeformis*, *Comptonia acutiloba*, *Fagus* cf. *attenuata*, *Castanea gigas*, *Quercus kubinyi*, *Berberis* cf. *atrocarpa*, *Parrotia pristina*, *Daphne princeps*. Впервые по макроостаткам для флоры раннего сармата Молдавии установлены роды *Fagus* и вид *Quercus kubinyi*.

На территории Молдавии местонахождения остатков листьев раннесарматских растений немногочисленны. Они известны лишь в отложениях близ Липкан (Криштофович, 1914), Наславчи (Якубовская, 1955; Андреев, 1960) и Бурсука (Штефырца, 1974, 1978, 1980, 1982а, б, 1985, 1987). Летом 1968 г. мы провели раскопки в окр. с. Севериновка Каменского р-на и собрали коллекцию остатков листьев, включающую более 50 экземпляров. Описание разреза у с. Севериновка и определение фауны моллюсков (на основе которого флора датирована ранним сарматом) выполнены В. Х. Рошкой (Негру, 1972). Отпечатки листьев обнаружены в том же горизонте, что и карпоиды, по которым А. Г. Негру (1968, 1972) определил 1 род хвойных и 9 родов травянистых водных и водно-болотных растений (*Pinus*, *Typha*, *Potamogeton*, *Limnocarpus*, *Ruppia*, *Alisma*, *Cladium*, *Juncus*, *Nymphaea*, *Carpolithus*). По пыльце из этих же отложений Е. З. Мицул (1977) установил *Podocarpus*, *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Sciadopitys*, *Pterocarya*, *Carya*, *Juglans*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Quercus*, *Fagus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Eucommia*, *Acer*, *Rhus*.

В результате обработки 46 отпечатков листьев нам удалось определить следующие растения: *Pinus* cf. *taedaeformis* (Ung.) Heer, *Comptonia acutiloba* Brongn., *Fagus* cf. *attenuata* Goepp., *Castanea gigas* (Goepp.) Iljinskaja, *Quercus kubinyi* (Kov. ex Ettingsh.) Czecz., *Berberis* cf. *atrocarpa* Schneid., *Parrotia pristina* (Ettingsh.) Stur, *Daphne princeps* Sap. et Marion. Бо́льшая часть наших материалов (31 отпечаток) относится к роду *Castanea*.

Проведенные исследования выявили виды, сближающие флору с. Севериновка с флорой Наславчи. Это каштан, который доминирует в обеих флорах, а также *Daphne*, представленный в Наславчи двумя, а в Севериновке — одним отпечатком. С другой стороны, флора Севериновки содержит *Comptonia acutiloba* — вид, встречающийся только в Бурсуке и также представленный двумя отпечатками. Общим для флор Севериновки, Наславчи и Бурсука является *Parrotia*. В коллекциях из Севериновки этот вид представлен одним отпечатком, Наславчи — 7, Бурсука — 125. Интересно отметить, что этот вид очень мелколистный во флоре Севериновки.

Впервые по отпечаткам листьев для флоры раннего сармата Молдавии установлены род *Fagus* и *Quercus kubinyi* (Kov. ex Ettingsh.) Czecz.

Полученные данные указывают на широкое распространение каштановых лесов в раннем сармате Молдавии. *Castanea gigas*, близкий к современному ки-

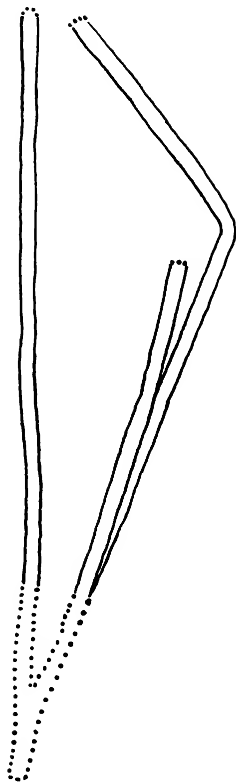


Рис. 1. *Pinus* cf. *taedaeformis* (отп. 51, ×2).



Рис. 2. *Comptonia acutiloba* (отп. 41, ×2).

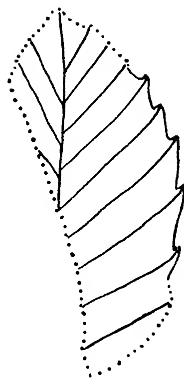


Рис. 3. *Fagus* cf. *attenuata* (отп. 37, нат. вел.).

тайскому *C. molissima* Blume, сочетался с подлеском из *Daphne*, по листьям сходным с причерноморским *D. pontica* L. Вероятно, вместе с каштаном в составе I яруса рос и *Quercus*, близкий к современному также китайскому *Q. acutissima* Carr. На равнине возможно росла *Parrotia*, а на свежих песчаных наносах — *Comptonia*. Там же обитала и сосна, обнаруживающая родственные связи с современной флорой Северной Америки. Бук, вероятно, занимал более удаленные от места захоронения территории. Мелколистность *Comptonia*, *Parrotia* и *Fagus* может расцениваться как показатель дефицита влаги в весенне-летнее время в раннем сармате Молдавии.

Коллекция хранится в Ботаническом саду АН Молдавской ССР (КБС) под номером 7 Л.

Фотографии к статье выполнены Г. И. Петровой, рисунки — автором. Ниже приводим описания и изображения исследованных остатков листьев.

Pinaceae

Pinus cf. *taedaeformis* (Ung.) Heer

(рис. 1)

Исследованные экземпляры: 6, 39, 51, 53.

Сохранились остатки 6 неполных отдельных хвоинок, из которых 3 сходятся своими основаниями, но само влагалище не сохранилось. Наибольшая длина сохранившейся части хвоинки 6 см (отпечаток 51), при этом она оборвана на участке с наибольшей шириной. Главная жилка хорошо выражена.

Наибольшее сходство описанные остатки имеют с хвоинками *P. taeda* L. (секция *Taeda* Spach), которая образует в Северной Америке леса на низменностях и по долинам рек. Однако ввиду фрагментарности остатков мы не можем отнести их с полной уверенностью к этому виду.

Myricaceae

Comptonia acutiloba Brongn.

(рис. 2; табл. I, *11*, *12*)

C. acutiloba Brongn. 1828, Prodrome: 141, 209; Vassiljev, Zhilin, 1968, Taxon, 17 (5) : 557; Bužek, 1971, Rozpr. ústředn. ústavu Geolog., 36 : 41, tab. 9, fig. 1—8; Штефырца, 1974, Раннесарматская фл. Бурсука: 75, табл. VIII, *1*, *2*, табл. XXIII, *2*; Шварева, 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: 60, табл. II, *1—3*, рис. 10, *1*, *2*. — *Asplenium difforme* Sternberg 1821, Versuch geognost. bot. Darstellung d. Fl. Vorwelt, 2 : 29, 33, tab. 24, fig. 1, non R. Br., 1810.

Тип: отпечаток листа из среднего миоцена Хомутова (Chomutov) в Чехословакии, изображенный Штернбергом (Sternberg, 1821—1838, tab. 24, fig. 1) и Жилиным (1980, табл. III, *1*, *2*).

Исследованные экземпляры: 41, 42.

Отпечаток почти целого листа (41) ланцетной формы, 2.6 см дл. и 0.7 см шир. На отпечатке 42 сохранилась только левая часть листа, 2.6 см дл. и, вероятно, 0.5 см шир. Верхушка острая, основание не сохранилось. Целый лист надрезан на $^1/_3$, в основании на $^2/_3$ (рис. 2), а фрагмент рассечен почти до главной жилки (табл. 1, *12*). В каждую лопасть идут по 2 вторичные жилки, достигающие верхушки.

Описываемые листья по всем признакам близки к таковым из нижнего тортона горы Кортумовой в Предкарпатье (Шварева, 1983). Только целый лист отличается менее глубокими выемками.

Современный близкий вид — *C. peregrina* (L.) Coult. — листопадный кустарник, обитающий в Северной Америке на сухих лесных склонах и песчаных наносах.

В ископаемом состоянии это вторая находка на территории Молдавии.

Fagaceae

Fagus cf. *attenuata* Goepp.

(рис. 3; табл. II, *5*)

Исследованный экземпляр: 37.

На отпечатке 37 не полностью сохранился лист, который достигал около 5 см дл. (сохранилось 4.7 см) и около 3 см шир., овальный, с наибольшей шириной в середине. Край зубчатый, зубцы в числе девяти хорошо сохранились только со второй трети пластинки, они небольшие, ступенчатые, слегка вперед направленные. Главная жилка прямая, в верхушке слегка дуговидная, тонкая. На левой половине сохранилось 3 вторичных жилки, на правой — 9; они попарно сближенные, прямые, кончаются в зубцах. Несмотря на неполную сохранность данного отпечатка, характерное жилкование не оставляет сомнения в его принадлежности к роду *Fagus*.

Описываемый нами лист по форме, типу жилкования и края наиболее сходен с листьями этого вида, описанными в сарматских флорах Амвросиевки (Пименова, 1954) и Крынки (Криштофович, Байковская, 1965). Детально этот вид освещен в работе И. А. Ильинской (1982).

Близким современным видом является *Fagus longipetiolata* Seem., распространенный в Китае. Род *Fagus* в с. Севериновка установлен также и по пыльце (Мицул, 1977).

Castanea gigas (Goepp.) Iljinskaja [1]

(рис. 4; табл. I, *1—5*; табл. II, *3*, *4*)

C. gigas (Goepp.) Iljinskaja, 1982, Иск. цв. раст. СССР, 2 : 75, табл. 33, *1—3*, табл. 37, *9*; Шварева, 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: 84, табл. XII, *1*; рис. 15, *10*. — *Quercus gigas* Goepp. 1855, Tert. Fl. v. Schossnitz. 16, tab. 8, fig. 2. — *Castanea atavia* auct. non Ung.: Якубовская, 1955, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 11 : 53, табл. IV, *1*, *2* — *Quercus kubinyi* auct. non (Kov. ex Ettingsh.) Czecz.: Штефырца, 1978, Бот. журн., 63, 6 : 790, рис. 2, *1*; рис. 3, *1*, *4*.

Голотип: отпечаток листа, сармат, Сосница (Польша) (Goeppert, 1855, l. c., p. 16, tab. VIII, fig. 2 sub nom. *Quercus gigas* Goepp.).

Исследованные экземпляры: 1, 3—5, 7—16 с противоотпечатком 16а, 17, 19—32 с противоотпечатком 32а, 33, 34.

В коллекции сохранились остатки 31 листа данного вида, представляющие собой в основном фрагменты верхних, средних или нижних частей, и только один отпечаток 32 (табл. II, *3*) — почти целый лист. Листья широколанцетные или удлиненно-эллиптические с параллельными на значительном расстоянии краями. Наиболее полно сохранившийся лист имеет пластинку около 13 см дл. (сохранилось 12 см) и 6 см шир., а черешок 2.8 см дл. Верхушка острая. Основание ширококруглое или округло-клиновидное. Зубцы острые, треугольные с высотой, равной или уступающей ширине, разделены широкими неглубокими выемками. Главная жилка около 1 мм шир., прямая постепенно утончается к верхушке. Вторичные жилки в 2 раза тоньше главной, число достигает 12—14 пар, прямые, очередные, параллельные, иногда несколько расходящиеся вблизи края, реже изогнутые вверх, ответвляются от главной, нижние под углом 55°, а верхние под более острым — 35°. Сеть третичных жилок хорошо заметна (табл. II, *4*). Третичные жилки рыхлые, слегка изогнутые, большей частью образуют вытянутые прямоугольные петли, направленные более или менее перпендикулярно к вторичным жилкам.

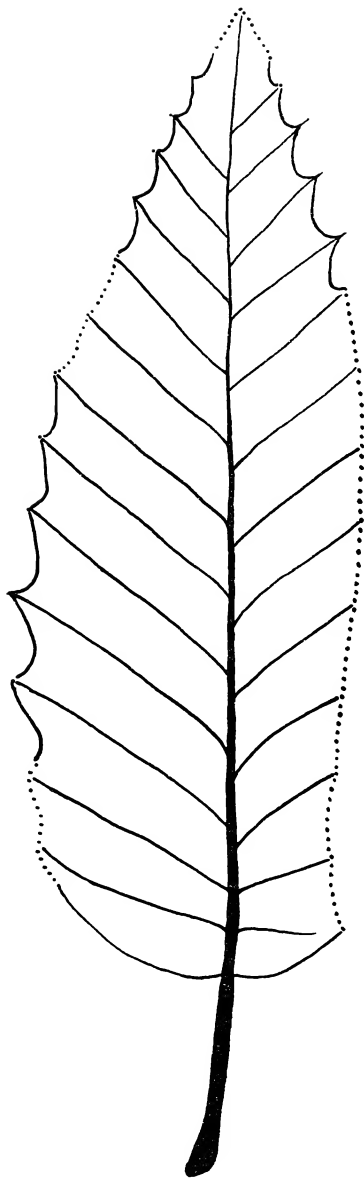


Рис. 4. *Castanea gigas* (отп. 32, нат. вел.).

Описываемые нами листья наиболее близки к листьям из нижнего сармата Наславчи (Якубовская, 1955) и сарматской флоры Крынки (Криштофович, Байковская, 1965).

---

[1] Наиболее полная сводка данных по этому виду приведена И. А. Ильинской (1982).

Современным близким видом является *C. molissima* Blume, обитающий в Восточном и Южном Китае в горах на высоте от 600 до 2500 м над ур. м., образуя небольшие леса.

До сих пор в ископаемом состоянии на территории Молдавии данный вид обнаружен в нижнесарматской флоре Наславчи (Якубовская, 1955) и в понте Московея (Штефырца, 1978), а по пыльце род *Castanea* отмечен во флоре Севериновки (Мицул, 1977).

Quercus kubinyi (Kov. ex Ettingsh.) Czecz.[2]

(табл. II, *1*, *2*)

Q. kubinyi (Kov. ex Ettingsh.) Czecz., 1951, Acta Geol. Pol., 2, 3 : 372, tab. V, fig. 1—8, 10—15 «(Kov) Czecz.»; Колаковский, 1982, Иск. цв. раст. СССР, т. 2: 89, табл. 53, *1—6*, табл. 55, *3*. — *Castanea kubinyi* Kov. ex Ettingsh., 1852, Abh. geol. Reichsanst. 1, 3, 5 : 6, p. p., quoad nom.; Kov., 1856, Arb. Geol. Ges. Ungarn, 1 : 25, p. p., quoad tab. 3, fig. 1—4.

Лектотип: отпечаток листа, н. сармат. Эрдобенья (Венгрия); Kovats 1856, l. c., p. 25, tab. 3, fig. 2.

Исследованный экземпляр: 2.

Сохранилась верхняя часть неполного листа 4.4 см дл. и около 2 см шир. Край выемчато-зубчатый, зубцы острые около 2 мм дл. с насаженным щетиновидным острием. Верхушка постепенно суживающаяся, острая. Главная жилка около 0.3 мм толщ., в верхней части слегка дугообразная и постепенно утончающаяся. Вторичные жилки сохранились на правой стороне — 9, на левой — 6; верхние пары почти супротивные, нижние очередные, отходят от главной под углом 30—45°, а в верхушке под бо́льшим углом. Третичные жилки тонкие, частые, по 7—9 на 1 см, перпендикулярные вторичным, прямые или несколько косо расположенные, иногда соединяются косыми анастомозами. Пространство между ними заполнено рыхлой сетью жилок следующего порядка, образующих полигональные ячейки, внутри которых под увеличением заметны тончайшие жилки последнего порядка.

Описываемый лист из Севериновки наиболее близок к лектотипу вида из нижнего сармата Эрдобенья (Венгрия). Современным близким видом является китайский *Q. acutissima* Carr., распространенный в зоне широколиственных лесов преимущественно в приморских районах и очень редко встречающийся в континентальных долинных и предгорных лесах обычно до 600—800 м над ур. м. (Меницкий, 1984).

В ископаемом состоянии на территории Молдавии *Q. kubinyi* обнаружен впервые. Ближайшие находки известны из верхнего бадения Залесцев (Czeczottowa, 1951), нижнего сармата Амвросиевки (Пименова, 1954) и понта Кодора (Колаковский, 1964).

В нижнесарматской флоре Севериновки род *Quercus* приводится по пыльце (Мицул, 1977).

Berberidaceae

Berberis cf. *atrocarpa* Schneid.

(рис. 5)

Исследованный экземпляр: 36.

В коллекции имеется отпечаток средней части листа с плохо сохранившимся краем. Кроме главной жилки, под бинокуляром рассматриваются на правой стороне 4, на левой 3 вторичные угловатые, петлевидно соединяющиеся жилки,

[2] Наиболее полная сводка данных по этому виду приведена А. А. Колаковским (1982).

отходящие от главной почти под прямым углом, за исключением нижней, которая составляет с главной угол около 50°. От вторичных жилок к краю идут ответвления, которые соединяются между собой и образуют еще ряд угловатых петель вдоль края.

При сравнении с гербарным материалом наибольшее сходство описываемый лист обнаруживает по типу жилкования с листьями современного китайского *B. atrocarpa* Schneid. (=*B. laevis* sensu Schneid.). У современных листьев вторичные жилки также отходят почти под прямым углом, образуя крупные угловатые петли.

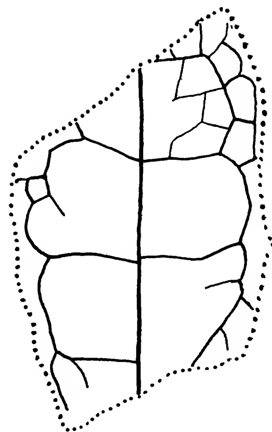


Рис. 5. *Berberis* cf. *atrocarpa* (отп. 36. ×3).

Hamamelidaceae

Parrotia pristina (Ettingsh.) Stur [3]

(табл. I, *6—8*)

P. pristina (Ettingsh.) Stur, 1867, Jahrb. Geol. Reichsanst. Wien: 192, tab. V, fig. 3; Якубовская, 1955, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 11 : 63, 97, табл. V, *3—7*, табл. XII, *1*; Штефырца, 1968, Матер. науч. конф. по итогам работы за 1967 г.: 51; Кутузкина, 1974, Иск. цв. раст. СССР, 1 : 128, табл. 56, *4*, табл. 58, *1—5*, рис. 79; Штефырца, 1974, Раннесарматская фл. Бурсука: 101, табл. III, *9*, *10*; табл. VII, *7*; табл. XV, рис. 3; Штефырца, 1978, Бот. журн., 63, 6 : 786; рис. 1, *1*; Шварева, 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: 106, табл. XIII, *1—6*; XXV, *4*, *6*; XXVII, *9*, XLVI, *2*, *3*, XLVIII, *6*, *7*; LXVIII, *6*; LXXIX, *1*, *2*, рис. 22, *1—6*; рис. 23, *1—6*; рис. 24, *1—2*. — *Styrax pristinum* Ettingsh., 1851, Tert. Fl. d. Oesterreich. Monarchie, 1 : 19, tab. 3, fig. 9.

Голотип: отпечаток листа из миоцена окр. г. Вены (Австрия), изображенный Ettingshausen (1851, tab. 3, fig. 9) и Кутузкиной (1974, рис. 79).

Исследованный экземпляр: 35 с противоотпечатком 35a.

Вид представлен одним отпечатком с противоотпечатком. Лист яйцевидный, 2.6 см дл. и 1.4 см шир. (наибольшая ширина посередине), с небольшой заостренной верхушкой и округлым слегка асимметричным основанием, по краю волнистый. Главная жилка прямая, в верхней части слегка изогнутая, от нее отходит под углом 40—60° одна пара слегка дугообразно изогнутых базальных жилок, основание правой из них обнажено. Вторичные жилки сохранились в количестве 2 и 3, очередные, краспедодромные, третичные жилки редкие (табл. I, *8*).

Описываемый лист сходен по форме и величине с листьями из нижнесарматской флоры Бурсука (Штефырца, 1974).

В настоящее время *Parrotia* — монотипный род с единственным видом *P. persica* (DC.) C. A. Mey. с очень ограниченной областью распространения в Талыше и Северном Иране. Она произрастает на низменности и в нижнем горном поясе до 600 м над ур. м., а единичные деревья поднимаются в горы до 1200 м над ур. м. (Ильинская, 1959).

В ископаемом состоянии данный вид встречен в сарматских и понтических отложениях Молдавии.

Thymelaeaceae

Daphne princeps Sap. et Marion

(рис. 6, *а*, *б*; табл. I, *9*, *10*)

D. princeps Sap. et Marion, 1876, Végét. Meximieux: 124, tab. XXIX, fig. 1, 2; Якубовская, 1955, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 11 : 85, табл. VIII, *2*.

[3] Наиболее полная сводка данных по рассматриваемому виду приведена Е. Ф. Кутузкиной (1974).

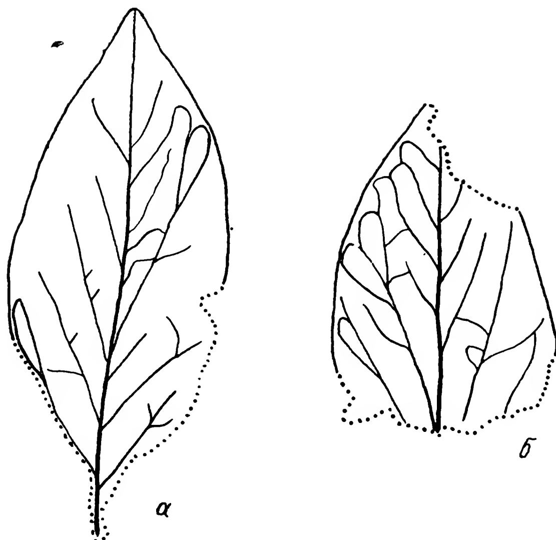


Рис. 6. *Daphne princeps.*
а — отп. 38, нат. вел.; *б* — его противоотпечаток 38а, нат. вел.

Лектотип: отпечаток листа, описанный Saporta и Marion из нижнеплиоценовых отложений Мексимье (Saporta et Marion 1876, p. 124, Pl. XXIX, fig. 1).

Исследованный экземпляр: 38 с противоотпечатком 38а.

Сохранился почти полный (без края основания) отпечаток с противоотпечатком верхней части листа. Лист достигал около 7 см дл. (сохранилось 6.9 см), с наибольшей шириной 2.8 см около середины, продолговато-овальный, с цельным краем и слегка суженной закругленной верхушкой. Главная жилка, начиная с нижней трети листа, утончается постепенно к верхушке. От нее отходят под углом 20—40° очередные, тонкие, низбегающие по главной 6 пар вторичных жилок. Они примерно на $^2/_3$ своей длины отдают под очень острым углом прямые, тонкие ответвления, которые у края соединятся друг с другом петлями обычно удлиненной формы. Кое-где видны короткие, редкие третичные жилки.

Описываемый лист очень сходен с голотипом. По характеру жилкования, форме и размерам лист ископаемого растения наиболее сходен с крупными листьями современного *D. pontica* L., произрастающего в лесах Западного и Центрального Кавказа, Западного Закавказья и Малой Азии — только по берегам Черного моря (Головач, Соколов, 1958).

Автор приносит благодарность И. А. Ильинской за советы и помощь при оформлении данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. О нижнесарматской флоре Молдавии. — Изв. АН МССР, 1960, № 4 (58), с. 3—14. — *Головач А. Г., Соколов С. Я., Thymelaeaceae* Adans. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 879—892. — *Жилин С. Г.* Заметки по систематике ископаемых растений. *Myricaceae.* — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 9—20. — *Ильинская И. А.* Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 5, с. 604—616. — *Ильинская И. А. Castanea* Mill. Виды, установленные по листьям. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 75. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 209 с. — *Колаковский А. А. Quercus* L. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982. с. 89—100. — *Криштофович А. Н.* Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России. — Изв. Акад. наук. Сер. 8, 1914, т. 8, с. 591—602. —

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Кутузкина Е. Ф. Parrotia* C. A. Mey. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 128—129. — *Меницкий Ю. Л.* Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с. — *Мицул Е. З.* Сравнительный анализ результатов изучения ископаемой флоры различными палеоботаническими методами. — В кн.: Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1977, с. 93—114. — *Негру А. Г.* Ископаемые плоды *Ruppiaceae* и *Potamogetonaceae* из бугловских отложений Молдавии. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1300—1305. — *Негру А. Г.* Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 154 с. — *Пименова Н. В.* Сарматская флора Амвросиевки. — Тр. Ин-та геол. наук, 1954, вып. 8. 97 с. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии. — В кн.: Матер. науч. конф. по итогам исслед. работы за 1967 г. (секция физиологии человека и животных, зоологии и ботаники). Кишинев: Молдреклама, 1968, с. 50—53. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974. 154 с. — *Штефырца А. Г.* К познанию понтической флоры Молдавии. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 6, с. 785—796. — *Штефырца А. Г.* Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии. — В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 100—102. — *Штефырца А. Г.* Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 9, с. 1221—1227. — *Штефырца А. Г. Celtis begonioides* Goepp. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982б, с. 21. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 677—681. — *Штефырца А. Г.* Роды *Rosa* и *Sorbus* (*Rosaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 4, с. 448—455. — *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений, 1955, вып. 11, с. 7—108. — *Brongniart A.* Prodrome d'une histoire des végétaux fossilis. Paris, 1828. — *Bůžek Č.* Tertiary flora from the Northern Part of the Pětipsy Area (North-Bohemian Basin). Rozpravy ústředniho ústavu Geologického. Praha, 1971, sv. 36. 118 p. — *Czeczottowa H.* Srodkowomioceńska flora Zalesiec kolo Wiśniowca. — Acta Geol. Pol., 1951, t. 2, N 3, S. 349—446. — *Ettingshausen C.* Pflanzenreste aus dem trachytischen Sandstein vom Heiligenkreuz bei Kremnitz. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1852. Bd 1, S. 1—13. — *Goeppert H.* Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Görlitz, 1855. 52 S. — *Kovats J.* Fossile Flora von Erdöbenye. — Arb. Geol. Ges. Ungarn, 1856, Hf 1, S. 1—37. — *Saporta G., Marion A.* Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux. Lyon etc., 1876. 205 p. — *Sternberg K.* Versuch einer geognostisch-botanischer Darstellung der Flora der Vorwelt. Leipzig, 1821—1838, Bd 1. 195 S.; Bd 2. 220 S. — *Stur D.* Beiträge zur Kenntnis der Flora der Congerien — und Cerithien-Schichten im Wiener und Ungarischen Becken. — Jahrb. Geol. Reichsanst, Wien, 1867, Bd 17, Hf 1, S. 77—196. — *Vassiljev Ig. V., Zhilin S. G.* On the legitimate name of the first of the described tertiary species of the genus *Comptonia* (*Myricaceae*). — Taxon, 1968, vol. 17 (5), p. 557—558.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 8 VII 1987.

УДК 582.26 (479.25) Бот. журн., т. 73, № 5

Г. К. Хурсевич, Н. И. Головенкина

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДВУХ ВИДОВ *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ДИАТОМИТОВ АРМЕНИИ

G. K. KHURSEVICH, N. I. GOLOVENKINA. MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE TWO *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) SPECIES FROM DIATOMITES OF ARMENIA

Дано описание двух видов рода *Stephanodiscus*, являющихся породообразующими в диатомитах Армении: один из них — редкий для территории СССР, в массе обнаруженный в Узском месторождении диатомитов; другой — новый для науки, доминирующий в Базарчайском и Саллинском месторождениях.

На территории Армении наиболее крупные по площади и мощности месторождения диатомитов расположены в Сисианском р-не. Микроскопическое изу-

чение диатомитов из Шамб-Дарабасского, Узского, Базарчайского и Саллинского месторождений впервые было проведено Н. И. Головенкиной (1967, 1977). Породообразующим видом в отдельных горизонтах Узского месторождения первоначально был выделен *Stephanodiscus kanitzii* Pant., Базарчайского и Саллинского месторождений — *S. niagarae* Ehr. Изучение морфологии панциря упомянутых выше видов в сканирующем электронном микроскопе JSM-35C позволило уточнить их таксономическую принадлежность. Исследование показало, что доминантным видом в Узском месторождении диатомитов следует считать не вышеназванный вид, а *S. carconensis* Grun. var. *carconensis*, в Базарчайском и Саллинском месторождениях — новый для науки вид *Stephanodiscus immensus* Golov. et Churs. Описание этих видов приведено ниже.

Stephanodiscus carconensis Grun. var. *carconensis* Grun. 1878, Naturwiss. Beitr. Kaukasus land. : 128; Nakansson, 1986, Br. Phycol. J.: 32, fig. 15, 16). — *S. kanitzii* auct. non Pant.: Головенкина, 1967: 40, табл. II, *1—4*

Клетки одиночные. Панцирь в виде низкого барабана, со вставочными замкнутыми ободками. Створки круглые, с вогнутым или выпуклым центром, 70—95 мкм в диам. Ареолы локулярные, с внутренним куполовидным велумом, 8—12 в 10 мкм, близ центра расположены в радиальных одинарных рядах, затем образуют многорядные (6—12 рядов ареол у края створки), широкие, клиновидные пучки. Последние отделены друг от друга грубыми, слегка выпуклыми ребрами, 2—3 в 10 мкм. Ребра на загибе створки переходят в узкие гиалиновые полосы, между которыми имеются и дополнительные полосы. Центр створки с рассеянными ареолами либо группа ареол (6—8) окружена гиалиновым кольцом. Недалеко от центра имеется один центральный вырост с двумя опорами (иногда опоры незаметны). Загиб створки 7—10 мкм выс., мелко ареолирован, содержит 6—12 ареол в вертикальном ряду. Краевые выросты с тремя опорами, размещены по краю створки неравномерно в основании узких гиалиновых полос. На один пучок ареол приходится 2—4 краевых выроста с опорами. Двугубые выросты (до 7 на створке) расположены на границе лицевой части створки и загиба также неравномерно (на ребре между пучками ареол или внутри ареолярного пучка). Шипы грубые, конические, отходят от каждого ребра на границе лицевой части створки и загиба (табл. I, *1—6*).

Пресноводный (и слабосолоноватоводный?) вид. Миоцен — ныне.

Поздний плиоцен — Армянская ССР. Ныне — Каспийское море. Вне СССР. Миоцен — запад США. Плиоцен — запад США, Африка (бассейн озер Чад, Гадеб, Афар). Ранний плейстоцен — Африка (бассейн озер Чад, Атакор, Гадеб), Япония. Поздний плейстоцен — Африка (Гадеб), Япония. Ныне — водоемы США, Японии (оз. Бива, Кого).

Stephanodiscus immensus Golov. et Churs. sp. nov. — *S. niagarae* auct. non Ehr.: Головенкина, 1967: 40, табл. I, *3*, *4*

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный. Створки круглые, концентрически-волнистые, 45—130 мкм в диам. Ареолы локулярные, с внутренним куполовидным велумом, 9—13 в 10 мкм, близ центра размещены в радиальных одинарных рядах, которые на расстоянии $^1/_3$ радиуса от центра створки переходят в двойные, затем в тройные, а в прикраевой зоне диска в многорядные, образуя плотно расположенные пучки. Пучки ареол отделены друг от друга узкими гиалиновыми полосами, 4—5 в 10 мкм, продолжающимися на загиб створки. Центр створки бесструктурный или с несколькими изолированными ареолами. Близ центра имеется кольцо центральных выростов с тремя опорами. Загиб створки 8—10 мкм выс. со структурой из 15 ареол в вертикальном ряду. Краевые выросты с тремя опорами размещены в основании гиалиновых полос неравномерно

(через 5—12 рядов мелких ареол), их расположение не всегда связано с шипами. Ниже краевых выростов с опорами до края загиба идут 3—5 мелких ареол. Двугубые выросты (до 6—8 на створке) находятся близ границы загиба с лицевой частью створки. Шипы (форма их не установлена, поскольку они обломаны) расположены неравномерно на границе лицевой части створки и загиба (табл. II, *1—6*).

Тип: Армянская ССР, Сисианский р-н, Саллинское месторождение диатомитов, верхний плиоцен, в массе (породообразующий вид); коллекция Н. И. Головенкиной, хранится в Лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (Минск), № 1С.

Родство. Данный вид имеет сходство со *Stephanodiscus grandis* Churs. et Log. (Логинова, Хурсевич, 1986: 145—146, табл. II, *1—4*; табл. VI, *1—6*), но отличается от последнего концентрической волнистостью створок, иной структурой их загиба, присутствием центральных выростов с тремя опорами и менее плотным расположением краевых выростов с опорами (через 5—12 рядов мелких ареол, в то время как у *S. grandis* они размещены через 1—2 ряда ареол). От *Stephanodiscus niagarae* (Theriot, Stoermer, 1981: 64—72, fig. 1—21) этот вид отличается более грубой ареолированностью створок, иным расположением шипов и краевых выростов с опорами.

Пресноводный, вымерший вид.

Поздний плиоцен — Армянская ССР, Базарчайское и Саллинское месторождения диатомитов.

ЛИТЕРАТУРА

Головенкина Н. И. Интересные и редкие диатомовые водоросли из неогеновых континентальных отложений Сисианского района АрмССР. — Нов. сист. низш. раст., 1967, т. 4, с. 38—46. — *Головенкина Н. И.* Микроскопическое исследование диатомитов Сисианского района АрмССР. — Вестн. ЛГУ. Ботаника, 1977, № 3, с. 39—47. — *Логинова Л. П.*, *Хурсевич Г. К.* Новые и редкие виды диатомей родов *Cyclotella* Kütz. и *Stephanodiscus* Ehr. из донных отложений оз. Байкал. — В кн.: Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1986, с. 142—148. — *Grunow A.* Algen und Diatomeen aus dem Kaspischen Meere. — In: Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntnis der Kaukasusländer / Ed. O. Schneider. Dresden, 1878, S. 98—132. — *Hakansson H.* A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species (*Bacillariophyta*). — Br. Phycol. J., 1986, vol. 21, p. 25—37. — *Theriot E.*, *Stoermer E. F.* Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (*Bacillariophyta*). — J. Phycol., 1981, vol. 17, p. 64—72.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Ленинградский государственный университет.

Получено 26 XI 1986.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.471

Бот. журн., т. 73, № 5

Л. А. Куприянова, З. И. Гумбатов

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*)

L. A. KUPRIANOVA, Z. I. GUMBATOV. MORPHOLOGY OF THE *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*) POLLEN GRAINS

Проведено электронно-микроскопическое исследование строения оболочки пыльцевых зерен *Taxus baccata*. Скульптурный узор экзины этого вида составлен разноразмерными гранулами и орбикулами. Гранулы одиночные или сливающиеся по 2—3, некоторые из них имеют очень короткие стерженьки, бесстерженьковые гранулы несколько погружены в нэк-

зину, подстилающий слой отсутствует. Орбикулы крупнее гранул, расположены на тапетальных пленках отдельными группами, большей частью на дистальной стороне пыльцевых зерен, выше гранул. Размер пыльцевых зерен растений из Талыша крупнее и гранулярность экзины менее плотная, чем у пыльцевых зерен растений из других местонахождений Кавказа. Для рода *Taxus* характерен очень высокий процент деформированных пыльцевых зерен.

Taxus baccata L. распространен в южных горных областях СССР — на Кавказе, в Крыму, Карпатах, Беловежской Пуще и Прибалтике. На Кавказе тис ягодный встречается почти всюду, но особенно он характерен для гор Абхазии, где поднимается до 1800 м над ур. м.; тис известен и с северного склона Главного Кавказского хребта. Обычно тис растет в подлеске, в тенистых и влажных буковых лесах. По мнению А. В. Фомина, кавказский тис отличается от европейского и был им описан под названием *T. baccata* var. *caucasica* Fomin. Изолированное местонахождение тиса ягодного находится в районе Талыша, где он растет на крутых горных щебнистых склонах, образуя рощи. Н. В. Шипчинский (Комаров, 1934) считал, что тис из Талыша отличается от тиса, растущего в других областях Кавказа. В связи с неясностью вопросов систематики *T. baccata* мы предприняли изучение морфологии его пыльцы, проведенное со световым и электронными микроскопами.

Один из авторов данной статьи З. И. Гумбатов, занимающийся всесторонним изучением тиса ягодного на Кавказе, собрал пыльцу из различных местонахождений этого вида на Кавказе, в дополнение была отобрана пыльца из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Прежде всего бросается в глаза большая деформированность пыльцевых зерен: их неполная выполненность протопластом, угловатость контура и разноразмерность. Деформированность пыльцы наблюдалась как у *T. baccata* из всех изученных местонахождений, так и у других видов этого рода. Измятость пыльцевых зерен, угловатость контура и наличие глубоких складок хорошо видны на табл. I, *1*, *5* и II, *1*, *5*, *6*. Объясняется это не только очень тонкой экзиной или неправильной обработкой, а нарушением нормального хода мейоза (Ругузов, 1972). Форму пыльцевых зерен можно исправить искусственно, сделав ее шаровидной при использовании методики, предложенной R. I. Adams и I. K. Morton (1972). В исследованных препаратах живой, неацетолизированной пыльцы не было найдено ни одного нормально развитого пыльцевого зерна.

Морфология пыльцевых зерен видов рода *Taxus* хотя и изучалась, но в понимании ее структурных особенностей существует много разногласий.

Интересная особенность была замечена у пыльцы видов рода *Taxus* — это наличие полостей между слоями экзины (Зауер, 1950; Мейер, 1977). Такое расслоение экзины также замечали палинологи и у других родов голосеменных, например у пыльцевых зерен видов рода *Taxodium*, некоторых представителей сем. *Cupressaceae* и у видов сем. *Araucariaceae* (Erdtman, 1957). Еще одна особенность экзины рода *Taxus* отмечалась палинологами — неравномерная ее толщина. Экзина несколько тоньше на лептоме, расположенной на дистальном полюсе и на проксимальном полюсе пыльцевых зерен, где мог находиться в прошлом тетрадный рубец.

Скульптуру пыльцевых зерен видов сем. *Taxaceae* Y. Reyre (1968) считает простой, с изоморфными разноразмерными бородавками. Однако скульптура у всех видов рода *Taxus* сложная — гранулярно-орбикулярная, беспокровная. Гранулы разноразмерные, иногда сливающиеся по 2—3 (от 0.5—0.8, редко до 1.0 мкм), большинство гранул лежит на поверхности нэкзины, а при их отпадении остаются небольшие ямки, тем самым гранулы как бы погружены в нэкзину (табл. I, *3*). Реже встречаются гранулы, имеющие очень короткие стерженьки. Подстилающий слой отсутствует (табл. I, *6*). Поверхность гранул сглаженно-бугорчатая или гладкая. Орбикулы шаровидные, редко расположенные, большей частью крупнее гранул, достигают 0.7—0.9 (1.0) мкм и более, бугорчатость на их поверхности заметнее, чем на гранулах (табл. I, *4*, *7*; II, *3*).

Орбикулы лежат большей частью на тапетальных пленках, состоящих из рыхлого фибриллярного материала (табл. I, *6*). На ультратонких срезах орбикулы имеют зубчатый край и округлую сердцевину (Сурова, Гумбатов, 1986). Фибриллярный тапетальный материал на поверхности пыльцевых зерен можно отнести к элементам трифины. На наличие трифины у голосеменных указывал еще J. Ueno (1973).

Н. Р. Мейер (1977) и Э. В. Квавадзе (1984) отмечали у пыльцевых зерен видов рода *Taxus* наличие фрагментарной перины, на которой расположены орбикулы, и перинозного колпачка на папилле. Л. И. Орёл (1983) указывает, что «перинозные пленки» с орбикулами, описанные Мейер, являются тапетальными пленками. Наличие периспория (перины) у пыльцы голосеменных представляется необоснованным, так как известно, что периспорий образуется за счет периплазмодиального тапетума, в то время как тапетум голосеменных секреторного типа. Орбикулы — своеобразные образования, создаваемые тапетальными клетками голосеменных и покрытосеменных; функции их пока недостаточно изучены. Во всяком случае как тапетальные пленки, так и орбикулы не могут быть отнесены к периспориальным образованиям.

Для пыльцевых зерен видов рода *Taxus* характерен дистальный, 1-лептомно-папиллятный тип пыльцы. Название типа было дано М. В. Литвинцевой (теперь Талалаева) в 1983 г. Мы считаем это название удачным и принимаем его в нашей работе. В центре лептомы находится короткая прямая папилла в виде широкого бугорка (табл. I, *1*). Скульптура на папилле гранулярная, такая же как на лептоме. Папилла не является действующей апертурой, обычно разрыв экзины при прорастании пыльцевой трубки происходит на лептоме рядом с папиллой. Такой же по форме и размеру папиллой обладают пыльцевые зерна других родов сем. *Taxaceae* и рода *Cephalotaxus* (Reyre, 1968).

Пыльцевые зерна рода *Taxus* относятся к группе так называемых безмешковых хвойных, они сходны с пыльцевыми зернами семейств *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*. Некоторые систематики связывали сем. *Taxaceae* с семействами *Podocarpaceae* и *Cephalotaxaceae* (Комаров, 1934; Тахтаджян, 1956, и др.). Пыльцевые зерна представителей сем. *Podocarpaceae* резко отличаются от зерен видов сем. *Taxaceae*, они имеют воздушные мешки, альвеолярную структуру экзины и проталиальные клетки, тогда как зерна видов сем. *Taxaceae* не имеют воздушных мешков, структура экзины их гранулярно орбикулярная, а проталиальные клетки вовсе отсутствуют. Что касается родственных связей семейств *Taxaceae* и *Cephalotaxaceae*, то они с полной очевидностью подтверждаются палинологическими данными (Jamazaki, Takeoka, 1962; Ueno, 1978). Пыльца сем. *Taxaceae*, по-видимому, имеет наиболее древнее строение среди группы пыльцы «безмешковых хвойных». Ископаемые остатки тисовых и их пыльца известны с юры. Ueno (1984), специалист по пыльце голосеменных, располагает пыльцевые зерна сем. *Taxaceae* в основании всей палиногруппы беспроталиальных голосеменных (*Cupressaceae*, *Taxodiaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae*).

Пытаясь установить генетические связи формального рода *Classopollis*,[1] I. Medus (1967; Петросьянц, Бондаренко, 1983) выдвинул рабочую гипотезу о прямых родственных связях между пыльцой рода *Classopollis* и таковой сем. *Taxaceae*. Однако как можно судить по имеющимся электронным микрографиям, строение экзины представителей рода *Classopollis* покровное, двурядное коллумелярное, совершенно иное, чем у пыльцевых зерен сем. *Taxaceae*.

В заключение укажем, что пыльцевые зерна сем. *Taxaceae* имеют наибольшее сходство с зернами сем. *Cephalotaxaceae*, несколько меньшее — с зернами семейств *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*. Пыльцевые зерна родов сем. *Taxaceae* довольно единообразны. Еще менее отличаются пыльцевые зерна отдельных видов рода *Taxus*.

---

[1] Род *Classopollis* Pflug относится к сем. *Cheirolepidiaceae*.

Род *Taxus* объединяет 8 видов, в СССР имеется 2 вида: европейско-кавказский — *T. baccata* и дальневосточный — *T. cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. (в «Ботаническом журнале» публикуется новый вид *T. talyschensis*). Они представлены ветроопыляемыми деревьями и кустарниками. Исследованные нами пыльцевые зерна кавказских растений *T. baccata* var. *caucasica* (табл. I, *5—7*; II, *1*) по размерам и характеру скульптуры слабо отличались от пыльцевых зерен типичных *T. baccata* из Западной Европы. Размер кавказских зерен небольшой, всего (21.0) 24.7—25.6 (28.8) мкм, близок к размерам пыльцевых зерен растений из Англии, Австрии и ФРГ (табл. II, *2—7*). Небольшие и тоже деформированные пыльцевые зерна были сфотографированы и описаны H. J. Beug (1963), размер исследованных им европейских пыльцевых зерен 19.3—29.8 мкм, в работе G. Erdtman (1965) — 22.5—28.0 мкм. Что касается скульптуры, то она сходная у всех видов рода и характер ее является признаком родового ранга. Несколько большим размером, чем пыльцевые зерна растений с Малого Кавказа и других кавказских растений, отличаются пыльцевые зерна тиса ягодного из изолированного талышского местонахождения. Размер талышских пыльцевых зерен (25.0) 26.5—30.0 (31.0) мкм, гранулярная скульптура их несколько более разреженная (табл. I, *3*), деформация зерен тоже велика.

Исследованные и микрографированные образцы. СССР. АзССР, Талыш, Лерикский р-н, с. Гамарат, 1983, Гумбатов; АзССР, Малый Кавказ, заповедник «Гек-Гель», 1983, Гумбатов; Австрия, Windischgarsiten Haute Austriche, 1863, Schultz; Fl. Anglica, Somerset, 1883, Fischer; ФРГ, Herb. Bohem., Bavaria, 1836, Tausch; Bavaria, 1860, Berger.

ЛИТЕРАТУРА

Зауер В. В. Сем. *Taxaceae*. — В кн.: Пыльцевой анализ / Под ред. И. М. Покровской. М.: Наука, 1950, с. 166—167. — *Квавадзе Э. В.* Электронно-микроскопическое исследование морфологических особенностей пыльцевых зерен *Cryptomeria japonica* D. Don., *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Taxodium distichum* (L.) Rich. — В кн.: Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, 1984, с. 76—78. — *Комаров В. Л. Taxaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 131—133. — *Литвинцева М. В.* Род *Taxus*. — В кн.: Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983, с. 64. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологическое исследование развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных растений: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1977. 48 с. — *Морфология* пыльцы растений Китая. Пекин, 1960, с. 29—30. (На кит. яз.). — *Орел. Л. И.* Тапетодерма. Происхождения перины в микроспорангиях растений: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 266. — *Петросьянц М. А.*, *Бондаренко Н. М.* Характерные и коррелятивные таксоны пыльцы голосеменных. М.: Наука, 1983. 184 с. — *Ругузов И. А.* Фертильность пыльцы тиса ягодного и аномалии в ее развитии. — Бюл. Никитск. бот. сада, 1972, вып. 2, с. 34—36. — *Сурова Т. Д.*, *Гумбатов З. И.* Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен кавказских представителей *Taxus baccata* (*Taxaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 7, с. 886—888. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. 1. От псилотовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Adams R. I.*, *Morton I. K.* An improved technique for examining pollen under the scaning electron microscope. — Pollen et Spores, 1972, vol. 14, N 2, p. 203—212. — *Beug H.-J.* Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. Lief. 1. Jena, 1963. 63 S. — *Erdtman G.* Pollen and spore morphology (plant taxonomy). *Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta* (Illustrations). Uppsala, 1957. 42 p. — *Erdtman G.* Pollen and spore morphology (plant taxonomy). *Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta* (Text.) Uppsala, 1965. 75 p. — *Huang T.-C.* Pollen flora of Taiwan. Taipei, 1972. 297 p. — *Jamazaki T.*, *Takeoka M.* Electron microscope investigation of the fine details of the pollen grain surface in japanese Gymnosperms. — Grana Palynol., 1962, vol. 3, N 2, p. 3—12. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 279 p. — *Reyre Y.* La sculpture de l'exine des pollens des gymnospermes et des pollen fossiles. — Pollen et Spores, 1968, vol. 10, N 2, p. 216. — *Ueno J.* The fine structure of pollen surface. IV. *Gymnospermae* (*Araucaria*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Ephedra*, *Sciodopitys* and *Tsuga*). — Rep. Fac. Sci., Shizuoka Univ., 1973, vol. 8, p. 101—115. — *Ueno J.* Study of Palynology. Tokyo, 1978.

45 p. — *Ueno J.* Illustrated palynological family tree of *Gymnospermae.* — Jap. J. Pal., 1984, vol. 30, N 2, p. 43—49. — *Van Campo M.* Rescherches sur la phylogenie des Abiètinèes d'aprés leur grains de pollen. Toulouse, 1950. 163 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Азербайджанский
сельскохозяйственный институт,
Кировабад.

Поступило 30 IX 1985.

УДК 576.312.37 : 582.572.225 (479) (47)

Бот. журн., т. 73, № 5

Г. Л. Кудряшова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *ALLIUM SAXATILE* (*ALLIACEAE*) И БЛИЗКИХ К НЕМУ ВИДОВ НА КАВКАЗЕ И В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

G. L. KUDRYASHOVA. CYTOTAXONOMICAL STUDY OF *ALLIUM SAXATILE* (*ALLIACEAE*) AND CLOSELY-RELATED SPECIES FROM THE CAUCASUS AND THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Сообщается о результатах цитотаксономического исследования 5 близких видов из секции *Oreiprason* — *Allium saxatile*, *A. globosum*, *A. ruprechtii*, *A. marschallianum*, *A. savranicum.* На основании морфологических и кариологических данных определены границы их изменчивости, видовая самостоятельность, уточнены ареалы.

Луки из родства *A. saxatile* Bieb. (*A. globosum* Bieb. ex Redoute, *A. ruprechtii* Boiss., *A. marschallianum* Vved., *A. savranicum* Bess.) относятся к числу критических видов рода, как это видно из флористических и систематических обработок (Введенский, 1935, 1971; Гроссгейм, 1940, 1949; Карягин, 1952; Омельчук-Мякушко, 1976; Stearn, 1978, 1980).

Мы имели возможность пересмотреть эти виды и на основании дополнительных морфологических и кариологических данных определить границы их изменчивости и уточнить их географическое распространение.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили собственные сборы видов этого рода на Кавказе и гербарные коллекции ботанических институтов в Ленинграде (LE), Тбилиси (TBI), Ереване (ERE).

Для кариологического исследования луковицы растений, собранных в естественных местообитаниях (по 15—20 экземпляров), выращивали в оранжерее. Кариологически были изучены *A. saxatile* s. str. и *A. globosum.* Изучали соматический набор хромосом в меристеме корней, предварительно обработанных в 0.05%-м колхицине (1.5 ч) и затем оксихинолине (1.5 ч) при температуре 5—10 °С. Корни фиксировали по Карнуа (1 : 3), хранили в 70°-м спирте. Давленые препараты готовили по методике, описанной в работе Л. И. Вахтиной и Г. Л. Кудряшовой (1977).

Изучение хромосомного набора проводили на 10—15 метафазных пластинках, измерения размеров хромосом выполняли на рисунках. На основании вычисленных средних размеров хромосом построены идиограммы гаплоидных наборов.

Результаты исследования

1. *A. saxatile* Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 114; id. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 264; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1-е изд., 1 : 209; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 184; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. 2-е изд., 2 : 125; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 615; Колаковский, 1961, Раст. мир Колхиды : 346; Карягин, 1952, Фл. Азерб., 2 : 140; Stearn, 1980, Fl. Europ. 5 : 54. — *A. globosum* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 247, p. p.; Фомин и Воронов, 1909, Опред. раст. Кавк. и Крыма, 1, 5 : 242, p. p. — *A. ruprechtii* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 264; Гроссг. 1928, цит. соч. : 208; он же, 1940, цит. соч. : 114; он же, 1949, цит. соч. : 614; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 163; Косенко, 1970, Опред. раст. Сев.-Зап. Кавк. : 524; Колаковский, 1986, Фл. Абх. 2-е изд., 4 : 108. — *A. globosum* var. *saxatile* (Bieb.) Schmalh. 1897, Фл. Ср. и Южн. России. 2 : 493; Колаковский, 1938, Фл. Абх. 1-е изд., 1 : 245.

Характерные признаки этого вида: бледно-розовые, иногда почти белые листочки околоцветника 4—6 (7) мм дл., тычинки в 1.5—2 раза длиннее околоцветника, внутренние — книзу более или менее расширенные, иногда с короткими тупыми зубцами при основании, фиолетовые пыльники. *A. ruprechtii*, приводимый здесь в синонимах, описан по экземплярам Рупрехта из Цея (Северная Осетия), типа мы не видели. В LE имеется лишь топотип этого вида: Ледник Цей, 9000, 31 VII 1894, И. Я. Акинфиев. По-видимому, в результате того, что Э. Буасье описывал вид по образцу без луковиц (о чем упоминается в протологе), он ошибочно включил *A. ruprechtii* в секцию *Codonoprasa* и сближал его с *A. schoenoprasum* L., хотя остальные вегетативные, а также и генеративные признаки описываемого вида указаны им правильно. В таком же понимании приводится *A. ruprechtii* А. В. Фоминым и Ю. Н. Вороновым (1907). Последующими исследователями (Гроссгейм, 1928, и др.) был уточнен и дополнен диагноз этого вида и установлены его правильное систематическое положение и родство. В результате просмотра доступного нам гербарного материала по *A. ruprechtii* и *A. saxatile* и собственных наблюдений в природе мы пришли к выводу, что признаки, указываемые в описаниях и ключах (Гроссгейм, 1928, 1940, 1949, и др.) как специфичные для *A. ruprechtii* (размеры листочков околоцветника 8 мм), не встречаются ни в locus classicus, ни в остальных районах ареала этого вида. Других же признаков, по которым можно было бы отличить *A. ruprechtii* от *A. saxatile*, мы не могли найти, ввиду чего считаем первый простым синонимом скального лука.

A. saxatile распространен на северных и южных склонах Большого Кавказа и недавно обнаружен на Малом Кавказе, в Армении (Оганезова, 1985). В восточной части Большого Кавказа этот вид обитает во всех горных поясах, а в его центральных и западных районах — только в верхнем горном поясе. В европейской части СССР, Сибири, Казахстане и Средней Азии замещается близкими видами — *A. marschallianum* Vved., *A. globosum* Bieb. ex Redoute, *A. dshungaricum* Vved., *A. savranicum* Bess.

Материал для кариологического исследования собран в Кабардино-Балкарской АССР, в верховьях р. Баксана (окр. пос. Терскол, 1 VIII 1985).

2n=16 (рис. 1, *a*; 2, *a*). Хромосомный набор состоит из 6 пар метацентрических (I—III, V, VI, VIII пары) хромосом длиной от 9.7 до 5.7 мкм с центромерным индексом I^c=47 %, одной (IV) пары спутничных метацентрических хромосом с более выраженной асимметрией, длиной 8.4 мкм, I^c=38 %, спутниками точечного типа и еще одной пары телоцентрических хромосом (VII) длиной 6 мкм, с I^c=1 %.

Особенностью кариотипа *A. saxatile* является наличие пары телоцентрических хромосом. До сих пор таких хромосом не было встречено ни у одного из видов этой группы родства (Вахтина, 1965; Вахтина, Кудряшова, 1981). Нали-



Рис. 1. Метафазные пластинки из меристемы корней *Allium saxatile* (*а*) и *A. globosum* (*б*, *в*). Стрелками показаны дополнительные хромосомы.

чие этой пары хромосом не только отличает *A. saxatile* от близких видов, но ставит в обособленное положение.

2. *A. globosum* Bieb. ex Redoute, 1807, Lil. 3 : tab. 179; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 262; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1-е изд., 1 : 209; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 185; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. 2-е изд., 2 : 125; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 615; Омельчук-Мякушко, 1978, Фл. европ. части СССР, 4 : 273. — *A. saxatile* auct. non Bieb. : Stearn 1980, Fl. Europ. 5 : 54.

A. globosum отличается от *A. saxatile* пурпуровыми околоцветниками. Долгое время эти виды не различались, и только в 1928 г. А. А. Гроссгейм и вслед за ним другие авторы стали признавать оба вида, хорошо отличающихся окраской околоцветника, сохраняющейся и у гербарных образцов. Однако оба вида приводились для одних и тех же районов без указаний на их экологические особенности.

На основании наблюдений в природе и изучения гербарного материала мы установили, что *A. globosum* и *A. saxatile* хорошо обособлены и географически, и экологически. *A. globosum* распространен в Предкавказье, на Центральном и Западном Кавказе от нижнего до среднего горного пояса; вне Кавказа *A. globosum* распространен в европейской части СССР и Казахстане.

Для кариологического исследования *A. globosum* собран в предгорьях Центрального Кавказа (Ставропольский край, г. Пятигорск, вершина горы Машук, 23 VII 1985).

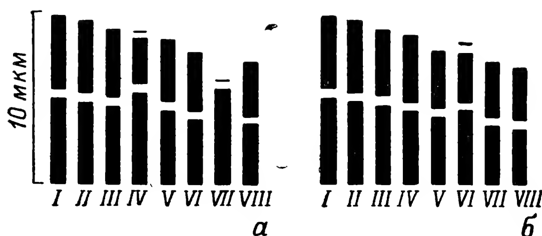


Рис. 2. Идиограммы видов *Allium saxatile* (*а*) и *A. globosum* (*б*).

2n=16 (рис. 1, *б*; 2, *б*). В хромосомном наборе этого вида 7 пар метацентрических хромосом, длина которых от 9.5 до 6.3 мкм, с I^c, равным 46—48 %, и одна (VI) пара спутничных метацентрических хромосом с более резко выраженной асимметрией (I^c=39 %). Спутники точечного типа. Обнаружены также экземпляры с 2n=16+2B (рис. 1, *в*). Дополнительные хромосомы мелкие (3 мкм), телоцентрические.

Полученные нами кариологические данные совпадают с аналогичными данными по этому виду, собранному в Казахстане и Башкирии (Вахтина, Кудряшова, 1981). Хромосомы характеризуются теми же морфологическими особенностями, пара спутничных хромосом также занимает 6-е место в кариограмме. Отличия были найдены только в абсолютной и относительной длине хромосом, а именно хромосомы *A. globosum* с Кавказа меньше различаются между собой по длине, а общая длина набора хромосом 69.6, а не 60.2 мкм, как у *A. globosum* из Казахстана. Эти различия не выходят за пределы внутривидовой кариологической изменчивости.

3. *A. marschallianum* Vved. 1935, Фл. СССР, 4 : 184; Омельчук, 1962, Укр. бот. журн. 19, 3 : 69; Омельчук-Мякушко, 1976, Нов. сист. высш. низш. раст. (Киев) : 56. — *A. saxatile* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 3, 1 : 264; Вульф, 1930, Фл. Крыма, 1, 3 : 34; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 273; Stearn, 1980, Fl. Europ. 5 : 54.

Вид описан из горного Крыма и отличается от близкого *A. saxatile* желтоватой (в гербарии) окраской листочков околоцветника и желтыми пыльниками. *A. marschallianum* характеризуется гораздо меньшей вариабельностью всех морфологических признаков, чем *A. saxatile*, что, возможно, связано с бóльшим однообразием экологических условий горного Крыма. *A. marschallianum*, как правило, представлен мелкими растениями (15—20 см выс.) с более компактными, чем у *A. saxatile*, соцветиями, имеющими более короткие цветоножки (2—3 мм дл.).

A. marschallianum — эндемик горного Крыма, где растет на скалах, каменистых местах, открытых горных склонах.

Кариологически *A. marschallianum* был изучен ранее (Вахтина, Кудряшова, 1978). Кариотип его близок к кариотипу *A. globosum* и хорошо отличается от кариотипа *A. saxatile*.

4. *A. savranicum* Bess. 1818, Cat. Pl. Hort. Cremen. Suppl. (non vidi); Бордз. 1950, Фл. УРСР, 3 : 130; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 273. — *A. saxatile* auct. non Bieb. : Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 184; Stearn, 1980, Fl. Europ. 5 : 54.

Отличительные особенности этого вида — крупные размеры растения (до 70 см выс.), более длинные цветоножки (6—15 мм дл.), тонкие, не расширенные к основанию тычинки. *A. savranicum* в ряде близких видов родства *A. saxatile* представляет равнинную расу. Ареал его — Юго-Западная Украина, Молдавия, Ростовская обл. и Краснодарский край (северная часть). Вид кариологически не изучен.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых видов лука секции *Rhizirideum* Don. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 3, с. 387—394. — *Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* в Казахстане.—

Бот. журн., 1977, т. 62, № 4, с. 539—547. — *Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономические заметки о некоторых крымских видах рода *Allium* L. (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 5, с. 759—763. — *Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* секции *Oreiprason* подрода *Rhizirideum* (*Liliaceae*).— Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 695—702. — *Введенский А. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 141—280. — *Введенский А. И.* Определитель растений Средней Азии. Т. 2. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1971. 360 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 1. 1-е изд. Тифлис: Изд-во Наркомзема, 1928. 296 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 2. 2-е изд. Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1940. 284 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Карягин И. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора Азербайджана. Т. 2. Баку: Изд-во АН АзССР, 1952, с. 134—160. — *Оганезова Г. Г.* О нескольких редких видах Лилейных (сем. *Liliaceae*) флоры Армении. — Биол. журн. Армении, 1985, т. 38, № 2, с. 166—168. — *Омельчук-Мякушко Т. Я.* Конспект сем. *Alliaceae* J. G. Agardh европейской части СССР. — Нов. сист. высш. низш. раст. (Киев), 1976, вып. 3, с. 51—58. — *Омельчук-Мякушко Т. Я.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 261—275.— *Фомин А. В., Воронов Ю. Н.* Определитель растений Кавказа и Крыма. Т. 1. Тифлис: Изд. Тифл. бот. сада, 1907. 331 с. — *Stearn W. T.* European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration. — An. Mus. Goulandris, 1978, N 4, p. 83—198. — *Stearn W. T.* Genus *Allium* L. — In: Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1980, p. 49—69.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 14 IX 1987.

УДК 582 : 772.2

Бот. журн., т. 73, № 5

А. И. Погосян

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *ALLIUM AFFINE* И *ALLIUM TRANSCAUCASICUM* (*ALLIACEAE*)

A. I. POGOSIAN. CYTOTAXONOMICAL STUDY OF *ALLIUM AFFINE* AND *ALLIUM TRANSCAUCASICUM* (*ALLIACEAE*)

Приведено описание способов разрыва покрывала и образования волосовидных прицветников у *Allium affine* и выделенного из его круга родства *A. transcaucasicum*. В результате изучения природных популяций и гербарного материала показано, что невыдержанность признаков последнего послужила основанием для объединения его в пределах приоритетного *A. affine*. Впервые излагаются результаты морфометрического анализа основных параметров хромосом *A. affine*.

Одним из важнейших в систематике представляется вопрос о границах внутривидовой изменчивости и, следовательно, о степени таксономической ценности тех или иных диагностических признаков. К сожалению, не всегда имеется возможность детально изучить эти признаки в природных популяциях.

Целью настоящего исследования являлось изучение процесса разрыва и опадания покрывала *A. affine* Ledeb. как одного из важных диагностических признаков рода *Allium*. Известно, что у различных видов луков имеются разные типы разрыва и опадания покрывала, а у некоторых видов разрыва вообще не происходит и остающееся покрывало распадается на 2 или более створки. В работе показан механизм разрыва и опадания покрывала у *A. affine* и выделенного из его круга родства *A. transcaucasicum* Grossh.

Материал и методика

Материал для исследований (гербарий, луковицы, семена) был собран во время экспедиций в различные районы Армении. В работе приводятся но-

мера цитологически изученных гербарных образцов, которые хранятся в гербарии Института ботаники АН АрмССР (ERE).

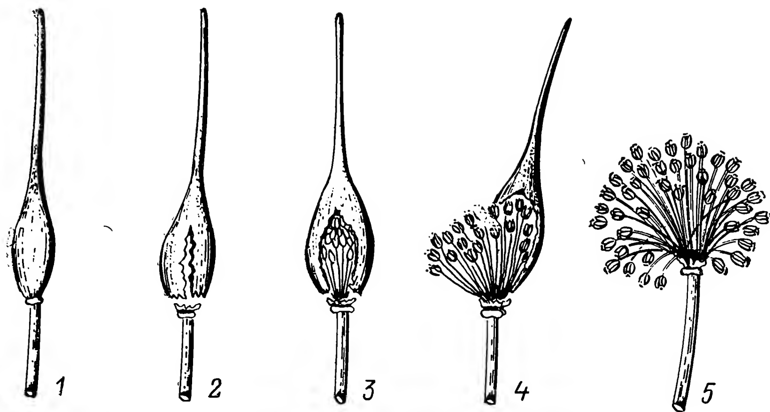
Хромосомы изучали в меристеме кончиков корней, которые обрабатывали в течение 2 ч в 0.2%-м водном растворе колхицина и 0.002 М растворе 8-оксихинолина. Фиксацию проводили по Батталья (5 : 1 : 1 : 1), окраску — по Фельгену, раздавливание корней — в 45%-й уксусной кислоте. Препараты заключали в бальзам после проводки через бутиловый спирт и ксилол.

Классы морфологических типов хромосом приняты в соответствии с предложенными (Агапова, Гриф, 1982) уточнениями: метацентрические хромосомы с центромерным индексом I^c=50.0—37.5, субметацентрические — I^c=37.4—25.0, субакроцентрические — I^c=24.9—12.5, акроцентрические — I^c=12.4—0.

Результаты и обсуждение

A. affine распространен на Кавказе, в Юго-Восточной Анатолии, Северном Иране, Сирии и Ливане. А. А. Гроссгейм (1928, 1940) описывал *A. transcaucasicum*, близкий к *A. affine*, отличающийся от последнего значительно более мелкими размерами всего растения, весьма заметным булавовидным вздутием цветоноса под зонтиком и полным отсутствием волосовидных прицветников. А. И. Введенский (1935) во «Флоре СССР» не признает самостоятельности *A. transcaucasicum*. Полемизируя с ним, Гроссгейм (1940 : 271) пишет: «*A. transcaucasicum* растет только в самых южных частях Закавказья, где *A. affine* почти выклинивается, и представляет, по-видимому, достаточно обособленную более южную и ксерофитную расу, чем *A. affine*». Однако этот вид не приводится для флоры ни Ирана (Wendelbo, 1971), ни Турции (Kollomann, 1984); А. Л. Тахтаджян и Ан. А. Федоров (1972) во «Флоре Еревана» низводят *A. transcaucasicum* в синонимы *A. affine*.

Как показали наши исследования многочисленных природных популяций, изучение гербарного материала и длительные наблюдения над ростом и развитием отдельных экземпляров *A. affine* в культуре, все приводимые Гроссгеймом признаки, характеризующие описанный им вид *A. transcaucasicum* (величина булавовидного вздутия цветоноса под зонтиком и высота растений), полностью находятся в пределах вариабельности *A. affine*. Что касается отсутствия так называемых волосовидных прицветников у *A. transcaucasicum* и наличия их у *A. affine*, то выяснилось, что этот признак вообще не может иметь таксономического значения и встречается чрезвычайно редко как в северных (*A. affine*, в понимании Гроссгейма), так и южных (*A. transcaucasicum*) популяциях. На протяжении ряда лет мы пытаемся найти популяции с волосовидными прицветниками на территории Армении, однако из пяти детально исследованных популяций лишь только в двух нам удалось обнаружить в среднем по одному-два экземпляра с таковыми, в трех остальных популяциях подобные особи не обнаружены. На основании проведенных исследований можно утверждать, что популяций, сплошь состоящих из особей с волосовидными прицветниками, в природе не существует. Тогда возникает закономерный вопрос: как образуются так называемые волосовидные прицветники у тех немногих особей, которые обнаружены нами в исследованных популяциях? Ниже приводится описание процесса разрыва и опадания покрывала, характерное для *A. affine*. Как известно, этот вид обладает весьма типичным покрывалом со своеобразным, сильно удлиненным носиком (рис. 1; 2, *B*), в 3—4 раза превышающим основание. У подавляющего большинства исследованных особей покрывало разрывается и быстро опадает, проходя несколько последовательных стадий (рис. 1, *A*). Сначала в средней части покрывала образуется длинный продольный разрыв, затем в нижней, ближе к булавовидному вздутию, образуется второй, но уже поперечный разрыв. Первый продольный разрыв под напором растущих цветоножек и бутонов всего соцветия начинает постепенно расширяться, и вскоре



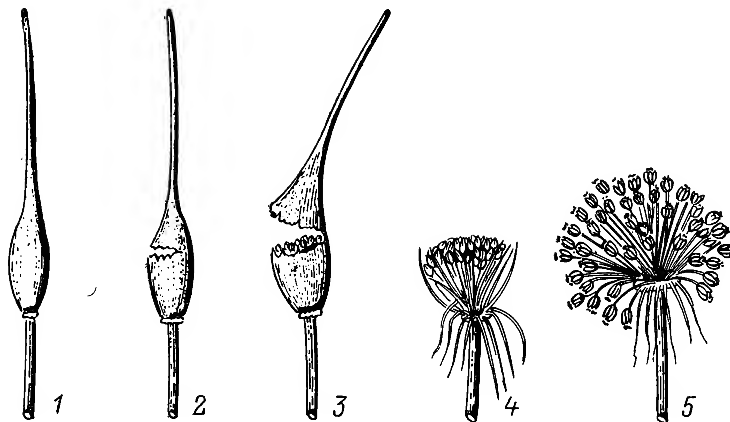


Рис. 1. Способы разрыва и опадания покрывала у *Allium affine*.

А — способ разрыва и опадания покрывала, характерный для большинства особей в популяциях: *1* — покрывало до разрыва; *2*, *3* — места продольного и поперечного разрывов покрывала (в просвете разрыва видны бутоны); *4* — момент опадания покрывала; *5* — распустившееся соцветие (в нижней части видны булавовидное вздутие и сморщенные остатки покрывала). *Б* — способ разрыва и опадания покрывала у некоторых особей в популяциях: *1* — покрывало до разрыва; *2*, *3* — одиночный поперечный разрыв покрывала под основанием носика (видна верхняя часть бутонов); *4* — нижняя неопадающая часть покрывала, быстро распадающаяся на множество тонких волосовидных волокон; *5* — распустившееся соцветие с прикрепленными к булавовидному вздутию волосовидными остатками покрывала.

становятся видны компактно прилегающие друг к другу беловатые, недоразвитые бутоны на еще укороченных цветоножках. Некоторое время покрывало свободно сидит на нераспустившемся соцветии. Вскоре наступает момент распускания соцветия, и тогда оно как бы выталкивается из покрывала через продольный разрыв, а уже высохшее покрывало опадает целиком и легко уносится ветром. Над булавовидным вздутием цветоноса обычно остаются лишь небольшие сморщенные остатки покрывальца. Как показали наши наблюдения в природе, вышеописанный тип разрыва и опадания покрывала является наиболее массовым и характерным для всех популяций данного вида.

Совершенно иная картина разрыва и опадания покрывала наблюдается у тех редких особей, которые имеют волосовидные прицветники (рис. 1, *Б*). В данном случае сначала под основанием носика, в верхней части покрывала, возникает небольшой поперечный разрыв, который, все более расширяясь, приводит

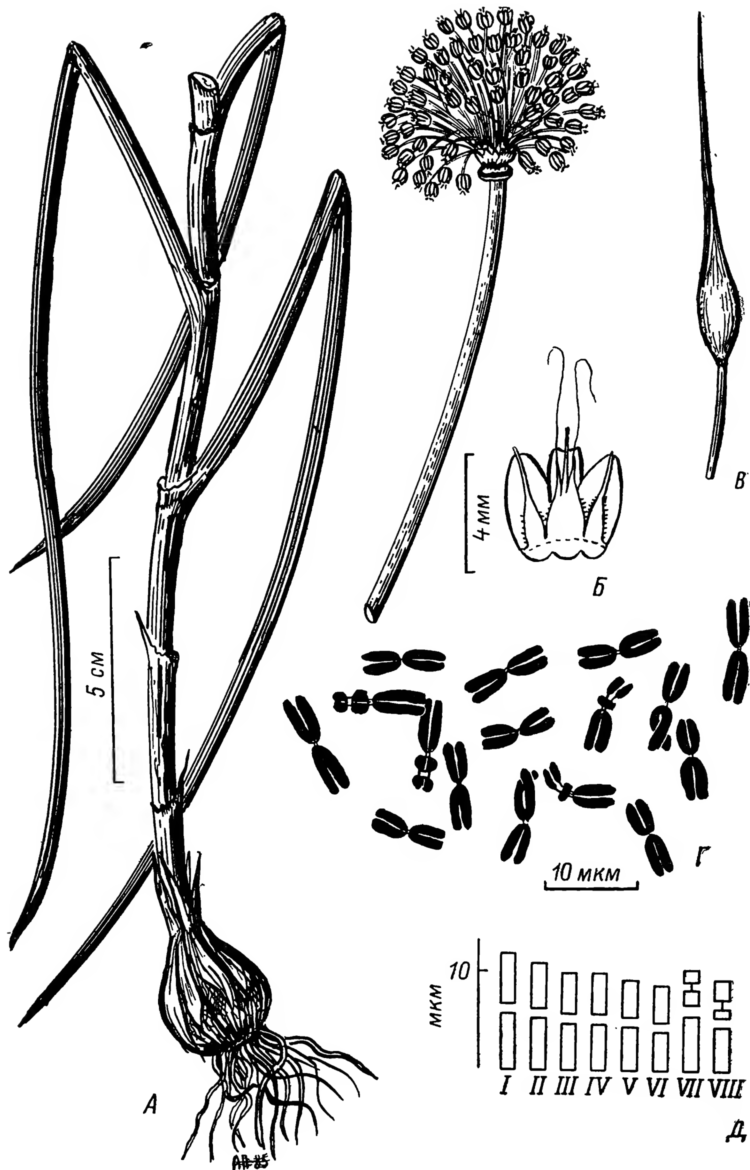


Рис. 2. *Allium affine.*

А — экземпляр из алдаринской популяции (Армения, Мегри); *Б* — околоцветник; *В* — покрывало; *Г* — хромосомный набор, 2n=16; *Д* — кариограмма.

к быстрому опаданию длинного носика с небольшой частью покрывала. Носик с остатками покрывала обычно уносится ветром, а нижняя часть покрывала не разрывается и остается прочно прикрепленной к булавовидному вздутию у основания зонтика. Далее она быстро под напором распускающегося соцветия распадается на множество тонких волосовидных, пленчатых, свисающих вниз волокон, которые Введенский (1935 : 239) вслед за Гроссгеймом называет «волосовидными, окружающими основание зонтика пленчатыми прицветниками». Необходимо отметить, что у данного вида в основании цветоножек имеются довольно хорошо развитые типичные прицветники.

Таким образом, именно расположением места разрыва на покрывале (у основания носика) объясняется факт наличия или отсутствия (большинство случаев) растений с волосовидными прицветниками в природных популяциях.

Как уже указывалось, эти особи чрезвычайно редки, последнее натолкнуло нас на мысль о том, что вышеописанный поперечный разрыв под основанием носика, вероятно, может происходить под влиянием всевозможных механических повреждений и не является генетически наследуемым признаком. Для проверки такого предположения мы привезли из экспедиции 5 экземпляров растений этого вида с целыми неразорвавшимися покрывалами. Луковицы были высажены в горшки, а стебли с покрывалом помещены в стакан с водой. Затем у двух экземпляров бритвой была слегка повреждена поверхность покрывала у основания носика. Через несколько дней получили 2 особи с волосовидными прицветниками и 3 без них.

Таким образом, окончательно установили невыдержанность данного признака и перекрывание других в основном количественных признаков, использованных Гроссгеймом при выделении своего вида *A. transcaucasicum*, что и служит для нас основанием рассматривать последний в качестве синонима *A. affine*.

Впервые числа хромосом (2n=16) для *A. affine* и принимаемого нами в то время за самостоятельный вид *A. transcaucasicum* сообщались в ранее опубликованной работе (Погосян, 1983).

Изученные образцы. АрмССР, Сисианский р-н, окр. с. Ашотаван, у родника, среди скал, 21 VI 1980, № 121709, А. Погосян (ERE); Мегринский р-н, выше с. Алдара, сухое ущелье, каменистый склон, 8 VI 1982, № 121712, А. Погосян (ERE); Араратский р-н, развалины с. Чардахлу, ущелье р. Ахсу, юго-восточный сухой щебнисто-каменистый склон, 17 VII 1983, № 132114, А. Погосян, М. Григорян (ERE) (экземпляр с волосовидными остатками покрывала).

Сравнительно-кариологическое исследование *A. affine* и *A. transcaucasicum* обнаружило полную идентичность их кариотипов.

Ниже приводятся общая характеристика исследованных хромосомных наборов и результаты морфометрического анализа хромосом (см. таблицу; рис. 2, *Г*, *Д*).

Сравнительная характеристика соматических хромосом (в пересчете на гаплоидный набор) *A. affine*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Центромерный индекс I^c, %
I	6.00—6.53	12.53	47.88
II	5.20—6.00	11.20	46.42
III—V	4.50—6.00	10.50	42.85
VI	4.10—4.25	8.35	49.10
VII	2.33—7.80, s=2.00	10.13	23.00
VIII	1.73—6.00, s=3.65	7.73	22.38

В хромосомном наборе *A. affine* имеются 6 пар (I—VI) симметричных (разной степени) хромосом и 2 пары (VII—VIII) асимметричных хромосом. I пара — метацентрических, наиболее длинная в наборе; II пара — метацентрических, более короткая; далее следуют 3 пары (III, IV, V) близких по значениям, менее симметричных (по сравнению с I, II) метацентрических хромосом. Данную группу более обоснованно рассматривать вместе, без выделения индивидуальных гомологичных пар. Различия между хромосомами этой группы настолько незначительны, что их место в кариограмме (рис. 2, *Д*) может ме-

няться. Метацентрическая VI пара (наиболее симметричная), самая короткая среди метацентриков. Наконец, совершенно четко выделяются 2 последние пары (VII—VIII) субакроцентрических спутничных хромосом; у VII пары короткое плечо длиннее, чем у VIII, в то время как спутники длиннее у последней.

Таким образом, в кариотипе *A. affine* достоверно идентифицируются 5 пар (I, II, VI, VII, VIII) хромосом; 3 пары (I, II, VI) — метацентрические гомологи разной относительной длины и центромерного индекса и 2 пары (VII, VIII) — субакроцентрические спутничные гомологи со спутниками разной длины. Отношение метацентрических и субакроцентрических хромосом составляет 6 : 2, следовательно, *A. affine*, как и большинство видов луков, имеет выраженный симметричный кариотип.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Введенский А. И.* Род Лук — *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 112—280. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 1. Тифлис, 1928. 296 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 2. Баку, 1940. 284 с. — *Погосян А. И.* Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* (*Alliaceae*), распространенных на территории Армении и Ирана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 652—660. — *Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. 393 с. — *Kollomann F.* The genus *Allium* L. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 8. Edinburgh, 1984, p. 98—212. — *Ledebour J. F.* Flora Rossica. Vol. 4. Stuttgartiae, 1853. 166 p. — *Wendelbo P. Alliaceae.* — In: Flora Iranica / Ed. by K. H. Rechinger. Vol. 76. Graz, 1971, p. 1—100.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 14 VII 1987.

УДК 581.3 : 582.972

Бот. журн., т. 73, № 5

Н. Н. Андронова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ СЕМЯПОЧЕК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *RUBIEAE* (*RUBIACEAE*)

N. N. ANDRONOVA. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF OVULE STRUCTURE IN MEMBERS OF *RUBIEAE* (*RUBIACEAE*)

Особенностью семяпочек представителей *Rubieae* являются заложение интегумента до вычленения первичных археспориальных клеток, митотические деления последних без образования кроющих клеток у большинства изученных видов. Эволюция идет в направлении уменьшения числа клеток эпидермы нуцеллуса, уменьшения числа мегаспороцитов, тенденции к образованию эндотелия, повышения функциональной активности антипод.

В крупном и широко распространенном сем. *Rubiaceae* Juss. одной из наиболее подвинутых триб является *Rubieae* (Hutchinson, 1969; Kirkbride, Garcia, 1982, и др.). В связи с этим интересно было проследить эволюцию генеративных структур у представителей данного таксона. Выявленные различия в строении мужских генеративных структур и в соответствии с этим направление их эволюции опубликованы нами ранее (Андронова, 1983, 1984а, б), поэтому в данной работе рассматриваются только женские генеративные структуры, а наиболее подробно — семяпочка, структура которой, как выяснилось, даже в пределах одного рода отличается определенной вариабельностью.

Исследовано развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Asperula molluginoides* (Bieb.) Reichenb., *A. prostrata* (Adams) C. Koch, *A. setosa* Jaub et Spach, *Cruciata laevipes* Opiz, *Galium boreale* L., *G. palustre* L., *G. uliginosum* L., *G. verum* L., повторно исследовано развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Phuopsis stylosa* (Trin.) Hook. fil. (краткие сведения о типе нуцеллуса и развитии зародышевого мешка данного вида имеются в работе F. Fagerlind, 1937). Данные о развитии женских генеративных структур у *Asperula humifusa* (Bieb.) Bess. (=*Galium humifusum* Bieb.) и *A. odorata* L. (=*G. odoratum* (L.) Scop.) опубликованы нами ранее (Андронова, 1978; Андронова, Налетова, 1984). По некоторым исследованным видам, кроме упомянутого выше *Phuopsis stylosa*, в литературе имеются фрагментарные данные: монография Fagerlind (1937) содержит сведения о строении антипод у *Asperula molluginoides*, а в работе F. Lloyd (1902) приводится рисунок макроспоры, развивающейся в зародышевый мешок у *A. setosa*.

Материал для исследования собран в Ботаническом саду Калининградского государственного университета (*Ph. stylosa*), в Черняховском районе Калининградской обл. (*Galium palustre*, *G. uliginosum*, *G. boreale*, *G. verum*), в Армянской ССР (*Asperula humifusa*, *A. molluginoides*, *A. prostrata*, *A. setosa*, *Cruciata laevipes*). Был использован фиксатор Чемберлена. Срезы толщиной 10—14 мкм покрашены железным гематоксилином, по Гейденгайну, и сафранином, по Картису, с подкраской лихтгрюном и алциановым синим. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа МБИ-3.[1]

У исследованных видов завязь нижняя, двугнездная. Семяпочки анатропные, тенуинуцеллятные, однопокровные. Примордии семяпочек образуются на относительно слабо развитой плаценте (в целом для семейства мареновых характерна хорошо развитая плацента).

На недифференцированном зачатке семяпочки первым начинает формироваться интегумент в результате периклинальных делений клеток протодермы (рис. 1, 2). Интегумент закладывается до вычленения археспориальных клеток и выше уровня последних (Андронова, 1978), иногда на уровне апикальных частей субпротодермальных клеток. Несколько клеток протодермы формирующегося зачатка семяпочки не претерпевают периклинальных делений и дают начало эпидерме нуцеллуса (рис. 2—5), при этом они могут делиться антиклинально, увеличивая число будущих клеток эпидермы нуцеллуса, а число этих клеток варьирует у разных видов. У *Asperula humifusa* на верхушке семязачатка обычно остаются 1—3 клетки протодермы, являющиеся инициальными клетками эпидермы. На более поздних стадиях эпидерма представлена 6—9 клетками. У *A. prostrata* встречаются зачатки семяпочки с 3 инициальными клетками эпидермы, у *Galium palustre* — с 3—4 (5) клетками. У большинства изученных видов число клеток эпидермы нуцеллуса превышает таковое соответствующей протодермы. Образующиеся при антиклинальном делении клеток протодермы клетки эпидермы нуцеллуса не имеют возможности растягиваться в антиклинальном направлении, так как к этому времени уже формируется интегумент. В результате эпидерма нуцеллуса имеет характерный вид «крышечки» (рис. 2, *3*). У *G. palustre* и *G. uliginosum* клетки протодермы, как правило, не делятся, их число соответствует таковому эпидермы нуцеллуса.

Иногда у *A. humifusa*, *A. molluginoides* и *Ph. stylosa* в зачатке семяпочки сохраняется большее число клеток протодермы, не приступивших к периклинальному делению, и интегумент формируется ниже верхнего уровня археспориальных клеток. Этот факт, видимо, свидетельствует о том, что у предковых форм интегумент закладывался позже, чем у современных представителей трибы.

---

[1] В изготовлении препаратов принимали участие студенты Калининградского государственного университета С. Н. Бурунова, Г. И. Жук, Н. В. Комягина, Т. А. Кононова, И. В. Московка, И. А. Налетова, О. Н. Савинова, Н. Н. Смурова.

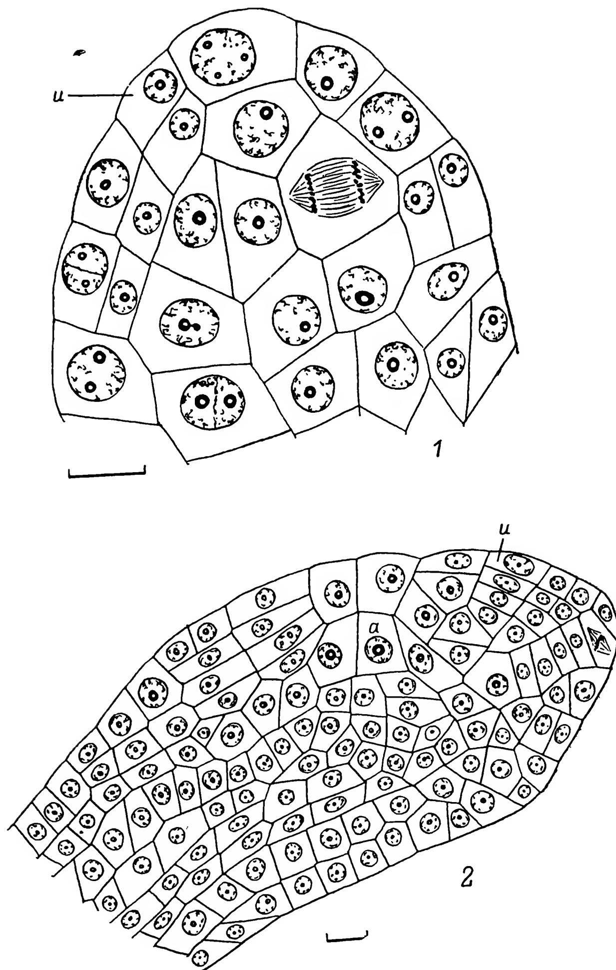


Рис. 1. Зачатки семяпочек при формировании интегумента у *Galium boreale* (*1*) и *Asperula prostrata* (*2*) до вычленения первичного археспория (*1*) и на стадии первичного археспория (*2*).
и — интегумент, *а* — археспорий. На всех рисунках размер масштабной линейки равен 0.01 мм.

Число клеток эпидермы нуцеллуса варьирует: 3—4 (5) у *G. palustre*, 4—5 у *G. boreale*, *G. uliginosum*, *Cruciata laevipes*, 5—8 у *A. prostrata*, *A. setosa*, 3—9 у *A. humifusa*, 6—12 у *A. odorata*, 8—12 у *G. verum* и *A. molluginoides*.

Более раннее формирование интегумента, сопровождающееся уменьшением числа инициальных клеток эпидермы, а также отсутствие антиклинальных делений последних (либо деление лишь некоторых из этих клеток) приводят к ускорению развития семяпочки, являются прогрессивной чертой. Таким образом, подтверждается точка зрения об эволюции нуцеллуса у мареновых в направлении редукции (Fagerlind, 1937; Raghavan, Srinivasan, 1941; Андронова, 1977).

Меристематические клетки, расположенные под протодермой, в начале формирования интегумента еще некоторое время могут делиться в различных направлениях. В дальнейшем происходит их дифференциация на меристему археспория и меристему халазы. Меристему археспория обычно называют первичными археспориальными клетками. Таким образом, проведенное исследование подтверждает точку зрения М. М. Лодкиной (1957, 1969, 1971; Лодкина,

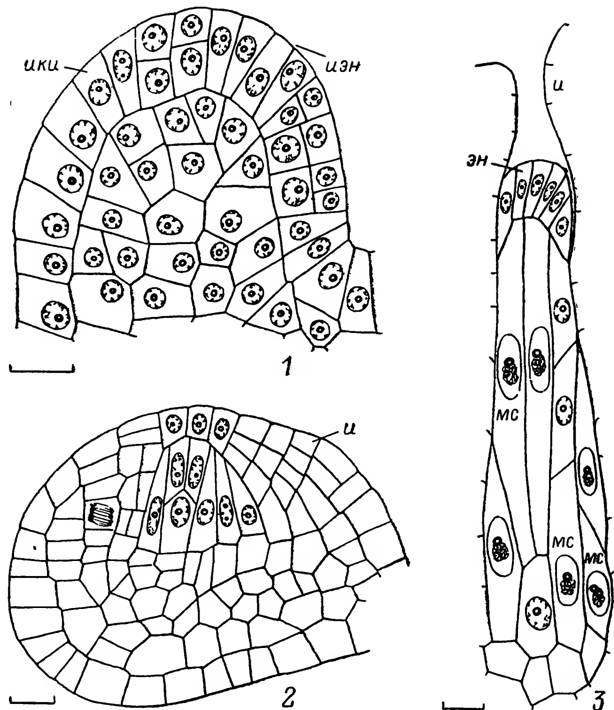


Рис. 2. Развитие семяпочки у *Phuopsis stylosa* (*1—3*).

ики — инициальные клетки интегумента, *иэн* — инициальные клетки эпидермы нуцеллуса, *и* — интегумент, *мс* — мегаспороциты, *эн* — эпидерма нуцеллуса.

Данилова, 1974, 1975) о меристематическом характере клеток первичного археспория. Последние или часть их претерпевают периклинальные деления, не отчленяя кроющих клеток, у большинства изученных представителей трибы (рис. 3, *2*; 4, *1*). Иногда наблюдаются и антиклинальные деления клеток меристемы археспория.

У некоторых представителей трибы митотически делятся и производные меристемы археспория (рис. 2, *2*, *3*). В результате значительно увеличивается количество спорогенных клеток.

У *G. palustre* выделение меристемы первичного археспория начинается в зачатке семяпочки, имеющем еще симметричную форму (инициальные клетки эпидермы нуцеллуса находятся на геометрической верхушке зачатка (рис. 3)). У *A. prostrata* зачаток семяпочки в это время асимметричен, интегумент развит сильнее (рис. 1, *2*). Более раннее выделение археспория (*G. palustre*) свидетельствует об ускорении развития, является прогрессивной чертой. Между симметричной и асимметричной формами зачатка при выделении меристемы археспория имеются переходные формы. У *G. boreale* и *G. uliginosum* зачаток почти симметричен (рис. 3, *2*; 4, *1*). У остальных представителей этой трибы зачаток асимметричен, но интегумент развит слабее, чем у *A. prostrata*. Эволюция идет в сторону более раннего выделения первичного археспория.

У *G. verum*, *A. molluginoides*, *Ph. stylosa* и *C. laevipes* материнские клетки мегаспор располагаются в 2—3 этажа (рис. 6), а у *A. humifusa* — в 3—4 этажа. Иногда у *A. odorata*, *G. boreale*, *G. uliginosum* (значительно реже у *A. prostrata* и *A. setosa*) спорогенные клетки образуют 2 слоя. У *G. palustre* мегаспороциты располагаются, как правило, в 1 слой.

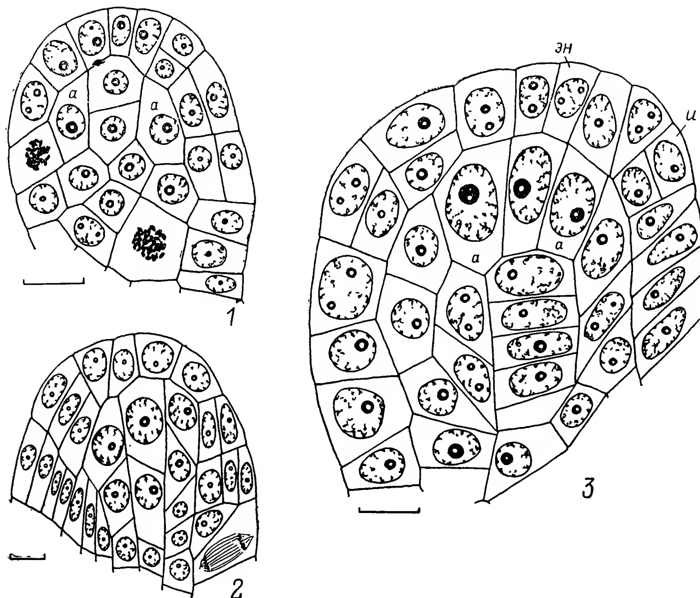


Рис. 3. **Зачатки семяпочек на стадии формирования археспория у *Galium uliginosum* (*1*), *G. boreale* (*2*) и *G. palustre* (*3*).**

Условные обозначения здесь и на рис. 5, 6 те же, что на рис. 1 и 2.

Формирование большого числа спорогенных клеток у представителей трибы следует признать анцестральным признаком. Вряд ли имеет приспособительное значение столь большое число мегаспороцитов, которое образуется у отдельных представителей трибы: до 50 у *G. verum* и *A. molluginoides* и, по данным Fagerlind (1937), до 200 у *A. arcadiensis*.

Не исключено, что у исходного для трибы типа семяпочки меристема этой области длительное время не теряла митотической активности.

В классификации типов нуцеллуса Е. Л. Кордюм (1978) представители сем. *Rubiaceae* отнесены к подтипу Asperula типа Malabaila. Следует отметить, что многие мареновые характеризуются одноклеточным типом женского археспория (Fagerlind, 1937; Андронова, 1972, 1977, и др.), а особенности строения ну-

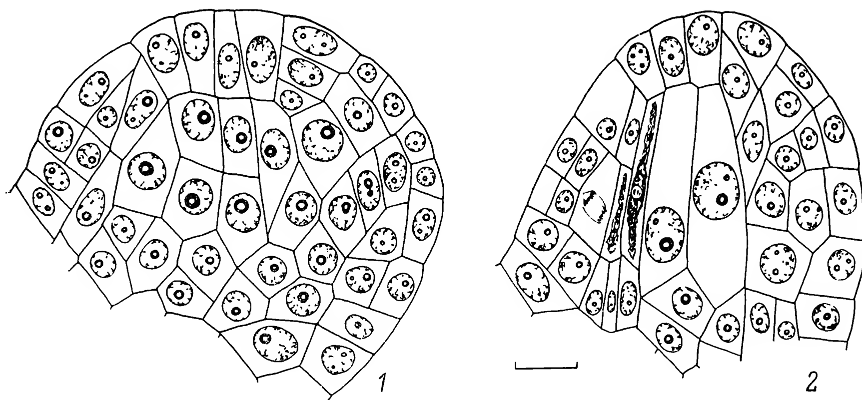


Рис. 4. Зачатки семяпочек у *Galium uliginosum* (*1*, *2*).

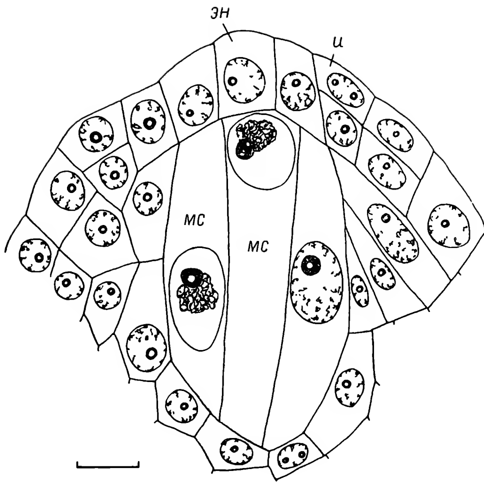


Рис. 5. Профаза мейоза в двух мегаспороцитах у *Galium palustre.*

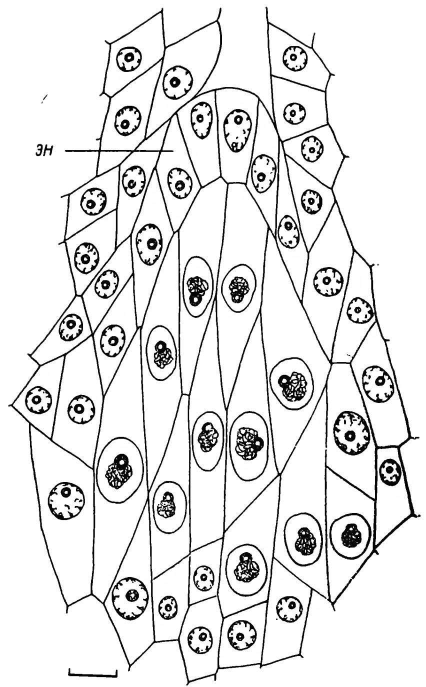


Рис. 6. Профаза мейоза в мегаспороцитах у *Asperula molluginoides.*

целлуса у представителей трибы *Rubieae* заслуживают выделения его в тип Asperula, руководствуясь следующими аргументами: 1) в зачатке семяпочки под протодермой расположена однородная меристематическая ткань, т. е., следуя теории туники и корпуса, в данном случае туника представлена одним слоем (у Malabaila 2 слоя); 2) периклинальные деления в протодерме, дающие начало интегументу, начинаются раньше выделения археспориальных клеток (реже — одновременно) и выше уровня последних (у Malabaila после выделения археспориальных клеток и ниже уровня последних); 3) характерной чертой является периклинальное (иногда и антиклинальное) деление первичных археспориальных клеток; отсутствие периклинальных делений первичного археспория — вторичный признак и наблюдается лишь у наиболее эволюционно продвинутых представителей трибы. Иногда делятся и производные первичных археспориальных клеток. У Malabaila отдельные первичные археспориальные клетки могут делиться периклинально; 4) эпидерма нуцеллуса представлена несколькими клетками и расположена над археспорием в виде «крышечки» (у Malabaila эпидерма значительно более развита и окружает археспорий).

В профазу мейоза вступают все спорогенные клетки (рис. 6) или бо́льшая их часть. У большинства изученных видов профаза мейоза в мегаспороцитах начинается очень рано, до образования микропиле (рис. 5). У *Ph. stylosa* и *G. uliginosum* мейоз начинается после образования микропиле, у *C. laevipes* — в начале смыкания интегумента. И в этой стадии мегаспороциты пребывают до приобретения семяпочкой анатропной формы. У *A. prostrata* обнаружена семяпочка лишь с одним мегаспороцитом в профазе мейоза, часть археспориальных клеток дегенерирует, а некоторые еще активны, но, видимо, в дальнейшем тоже дегенерируют. Мейоз доходит до конца обычно в двух нескольких мегаспороцитах, деления идут асинхронно, и, как правило, лишь халазальная мегаспора центральной тетрады развивается в зародышевый мешок Polygonum-типа (рис. 7).

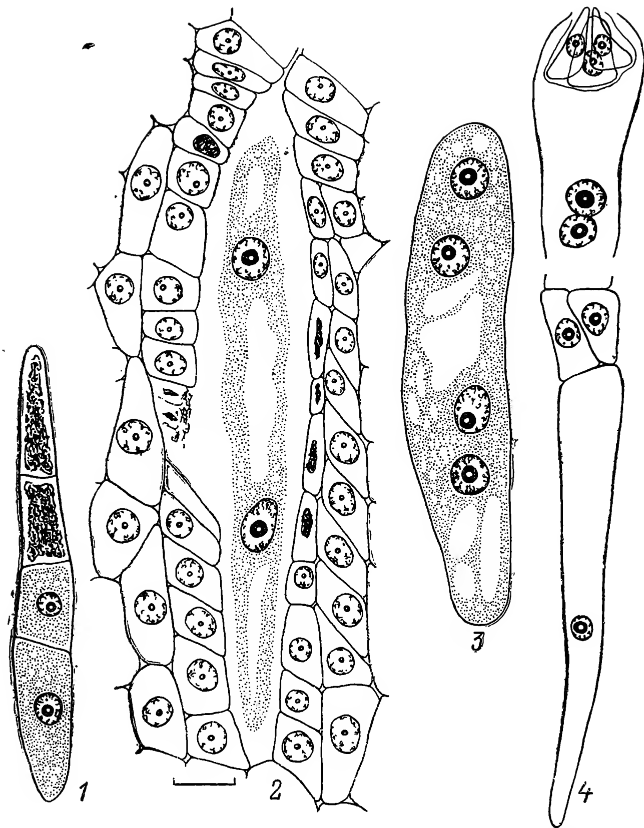


Рис. 7. Развитие зародышевого мешка у *Asperula humifusa* (*1—4*).

Интегументальный тапетум отсутствует, что характерно для семейства мареновых (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937; Андронова, 1982, и др.). Из изученных представителей трибы *Rubieae* намечается формирование эндотелия у *A. humifusa* (Андронова, Налетова, 1984), а из остальных мареновых — у *Ophiorrhiza harrisiana* и *Mussaenda frondosa* (Gopinath, Chennaveeraiah, 1961; Андронова, 1984а, б).

Как известно, развитие интегументального тапетума является одним из направлений специализации структур семяпочки. Эндотелий характерен для многих эволюционно продвинутых таксонов (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976, 1982; Савченко, 1973; Кордюм, 1978, и др.).

У представителей пор. *Gentianales*, в состав которого все чаще включают мареновые (Wagenitz, 1964; Тахтаджян, 1966; Takhtadjan, 1980; Thorne, 1983, и др.), эндотелий образуется редко (Maheswari Devi, Lakshminarajana, 1975; Chauhan, 1979, и др.). В частности, у ряда видов *Strychnos* из сем. *Loganiaceae*, считающегося близкородственным сем. *Rubiaceae* (Kisakürek, Hesse, 1980, и др.), эндотелий не развивается (Bendre, 1975, и др.), хотя формируется у *Strychnos triclisioides* (наст. иссл.).

Учитывая широкое распространение эндотелия у многих эволюционно продвинутых покрытосеменных, его значительную функциональную активность, а также отсутствие эндотелия у большинства представителей пор. *Gentianales*, в том числе мареновых, и развитие его (очевидно, параллельное) у отдельных представителей данных таксонов, можно сделать вывод о направлении эволюции семяпочки этих таксонов в сторону формирования интегументального тапетума.

Зародышевый мешок характеризуется формированием длинной антиподальной гаустории, в некоторых случаях многоклеточного антиподального комплекса у *A. odorata* (Андронова, 1978), *A. molluginoides*, *G. boreale*, причем у *A. odorata* и *G. boreale* в антиподальных комплексах одна из антипод бывает 2-ядерной; 2-ядерная халазальная антипода наблюдается у *A. prostrata*.

По мнению многих эмбриологов, к которому присоединяется и автор, антиподы играют важную физиологическую роль в жизнедеятельности зародышевого мешка (Ikeda, 1902; цит. по Поддубной-Арнольди, 1964; Александров, Александрова, 1952; Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Кордюм, 1978, и др.). При увеличении числа ядер и клеток антипод, формировании ими гаусторий возрастает их физиологическая активность, обеспечивается наилучшая приспособленность к выполнению питательных функций (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Камелина, 1980, и др.).

У представителей сем. *Poaceae* — конечного этапа в линии анемофильной эволюции однодольных (Тахтаджян, 1966, 1970, и др.) — антиподы часто бывают полиплоидными, многоклеточными, долго сохраняющимися. И у наиболее высокоорганизованных двудольных — *Asteraceae* — антиподы также бывают гаусториальными, многоядерными, многоклеточными, долго сохраняющимися (Поддубная-Арнольди, 1982, и др.).

Среди мареновых наиболее длинные гаусториальные антиподы образуются у представителей самой молодой трибы (Hutchinson, 1969; Kirkbride, Garcia, 1982, и др.) *Rubieae* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937; Андронова, 1978, и др.). Формирование у некоторых видов этой трибы 2-ядерных и многоклеточных антипод, видимо, следует расценивать как повышение функциональной активности антиподального аппарата, и, очевидно, в этом направлении идет в трибе эволюция зародышевого мешка. Как подтверждение можно отметить, что в наиболее древней трибе семейства — *Gardenieae* (Hutchinson, 1969; Keddam-Malplanche, 1985, и др.) нет ни многоядерных, ни многоклеточных, ни гаусториальных антипод (Андронова, 1975; оригинальные данные по *Gardenia erubescens*).

Таким образом, эволюция женских генеративных структур в трибе *Rubieae* идет в направлении редукции числа клеток эпидермы нуцеллуса, более раннего выделения археспория, уменьшения числа мегаспороцитов, тенденции к формированию эндотелия, повышения функциональной активности антипод. Особенности строения нуцеллуса у представителей *Rubieae* позволяют выделить подтип Asperula, по классификации Е. Л. Кордюм (1978), в самостоятельный тип.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Александрова О. Г. К физиологии зародышевого мешка. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 7, 1952, вып. 3, с. 147—164. — *Андронова Н. Н.* К эмбриологии *Fadogia cienkowskii* Schweinf. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 826—831. — *Андронова Н. Н.* Спорогенез и развитие гаметофитов у *Macrosphyra longistyla* (DC.) Hook. fil. (*Rubiaceae* Juss., *Gardenieae* DC.). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, № 2, с. 68—76. — *Андронова Н. Н.* О строении семяпочки у *Rubiaceae* Juss. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1461—1469. — *Андронова Н. Н.* Спорогенез и развитие гаметофитов *Asperula odorata* L. (*Rubiaceae* Juss., *Galieae* Dumort.). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 3, с. 404—410. — *Андронова Н. Н.* Сравнительно-эмбриологический анализ семейства *Rubiaceae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 24 с. — *Андронова Н. Н.* Особенности строения тапетума у представителей *Rubieae* (*Rubiaceae* Juss.). — В кн.: Развитие мужской генеративной сферы растений (морфофизиологические аспекты). Симферополь: Изд-во Симфер. гос. ун-та, 1983, с. 4. — *Андронова Н. Н.* Строение пыльника и развитие пыльцы у мареновых (*Rubiaceae* Juss.). — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 1, с. 43—54. — *Андронова Н. Н.* Развитие женских генеративных структур у *Mussaenda frondosa*. — В кн.: Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений: Матер. Всесоюз. симп. (12—14 ноября 1984 г., Телави). Телави, 1984б, с. 4. — *Андронова Н. Н., Налетова И. А.* Строение семяпочки и развитие зародышевого мешка у *Asperula humifusa*. — Там же, 1984, с. 4. — *Камелина О. П.* Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л.: Наука,

1980. 104 с. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. — Киев: Наук. думка, 1978. 219 с. — *Лодкина М. М.* Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 7, 1957, вып. 4, с. 323—377. — *Лодкина М. М.* Значение спорогенеза на разных этапах эволюции растений. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 1032—1049. — *Лодкина М. М.* О понятии археспорий. — В кн.: V Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений (27—31 августа 1971 г., Кишинев). 1971, с. 101—102. — *Лодкина М. М., Данилова М. Ф.* Ультраструктура пыльцевого мешка пшеницы на ранних стадиях его развития. — В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск: Карелия, 1974, с. 72—74. — *Лодкина М. М., Данилова М. Ф.* Ультраструктура клеток пыльцевого мешка *Triticum aestivum* на ранних стадиях его развития. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 47—52. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 350 с. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с.— *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с. — *Bendre A. M.* Studies in the family *Loganiaceae*. II. Embryology of *Buddleia* and *Strychnos*. — J. Indian Bot. Soc., 1975, vol. 54, N 3—4, p. 272—279. — *Chauhan T. S.* Morphological studies in *Apocynaceae*. II. The embryology of *Plumeria*. — J. Indian Bot. Soc., 1979, vol. 58, N 4, p. 363—369. — *Fagerlind F.* Embryologische, zytologische, und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani, 1937, Bd 11, N 9, S. 195—470. — *Gopinath P. M., Chennaveeraiah M. S.* A contribution to the embryology of *Ophiorrhiza harrisiana* Heyne. — J. Karnatak Univ. Sci., 1961, vol. 6, p. 61—70. — *Hutchinson J.* Evolution and phylogeny of flowering plants. London; New York: Acad. Press, 1969. 717 p. — *Keddam-Malplanche M.* Le pollen et les stomates des gardeniées (Rubiacées) du Gabon, morphologie et tendences évolutives. — Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., 1985, vol. B 29. 143 p. — *Kirkbride M., Garcia C.* A preliminary phylogeny for the neotropical *Rubiaceae*. — Plant Syst. and Evol., 1982, vol. 141, N 2, p. 115—121. — *Kisakürek M. V., Hesse M.* Chemotaxonomic studies of the *Apocynaceae*, *Loganiaceae* and *Rubiaceae*, with reference to indole alkaloids. — In: Indole and Biogenet. Relat. Alkaloids. Int. Symp., 1979. London etc., 1980, p. 11—26. — *Lloyd F. E.* The comparative morphology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torrey Bot. Club, 1902, vol. 8, p. 1—112. — *Maheswari Devi H., Lakshminarajana K.* Embryology of two cultivars of *Nerium indicum* Mill. — Cur. Sci. (India), 1975, vol. 44, N 17, p. 641—642. — *Raghavan T. S., Srinivasan A. R.* Studies in *Rubiaceae*. II. *Spermacoce hispida* Linn., *Guettarda speciosa* Linn. and some cytomorphological considerations. — Proc. Ind. Acad. Sci., B, 1941, vol. 14, N 4, p. 412—426. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—352. — *Thorne R. F.* Proposed new realignments in the angiosperm. — Nordic. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 85—117. — *Wagenitz G. Rubiaceae*. — In: Melchior H. (Ed.). Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2. Berlin, 1964, S. 417—424.

Калининградский государственный университет. Получено 14 I 1987.

УДК 581 (8+4) : 581.45 : 582.892 — Бот. журн., т. 73, № 5

Фан Ван Дэ, И. В. Грушвицкий, Н. Т. Скворцова

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТА *PANAX VIETNAMENSIS* (*ARALIACEAE*)

PHAN VAN DE, I. V. GRUSHVITZKY, N. T. SKVORTSOVA. ANATOMOMORPHOLOGICAL LEAF CHARACTERS IN THE *PANAX VIETNAMENSIS* (*ARALIACEAE*)

Приводится анатомо-морфологическая характеристика листа недавно описанного нового для науки и эндемичного для флоры Вьетнама вида *Panax vietnamensis*, которая дается в сравнении с особенностями других представителей этого рода. По одним признакам новый вид ближе к *P. pseudoginseng*, по другим — к *P. japonicus*. Однако отличают *P. vietnamensis*

от всех ранее изученных видов рода *Panax* более четкая выраженность секреторных каналов в главной жилке листа и его черешке, а также наличие колленхимы и прерывистого кольца одревесневшей паренхимы между проводящими пучками черешка и почти одинаковой степенью извилистости стенок клеток верхней и нижней эпидермы.

В связи с недавним нахождением и описанием нового для науки и эндемичного для флоры СРВ вида рода *Panax* L. — *P. vietnamensis* Ha et Grushv. (Ха Тхи Зунг, Грушвицкий, 1985) было сочтено целесообразным вернуться к ранее проведенному (Грушвицкий, Скворцова и др., 1975) сравнительному анатомо-морфологическому изучению листа видов этого рода. Проведенный тогда анатомический анализ выявил достаточно четкие различия между изученными видами и возможность их внутриродовой группировки по совокупности признаков. Так, по строению листовой пластинки, эпидермы и черешка одну группу образовали наиболее близкие в морфологическом отношении *P. ginseng* C. A. Mey. и *P. quinquefolius* L., другую — *P. pseudoginseng* Wall. и *P. japonicus* C. A. Mey. Наконец, обособленными оказались *P. trifolius* L. и *P. major* (Burkill) Ting, хотя первый из них по ряду признаков тяготеет к *P. quinquefolius*, а второй — к *P. pseudoginseng*.

Ниже приводится анатомо-морфологическая характеристика листа *P. vietnamensis*.

Как видно из первоописания (Ха, Грушвицкий, 1985), *P. vietnamensis* морфологически ближе всего к группе *P. pseudoginseng—P. japonicus*, особенно к *P. pseudoginseng*. В частности, только для этих двух видов характерно наличие у проростков 5 листочковых листьев (у *P. japonicus* число листочков колеблется от 3 до 5), а у остальных видов листья только тройчатые. В то же время при сравнении листьев *P. vietnamensis* и *P. pseudoginseng* выявляется ряд различий. Листочки листьев нового вида имеют меньшие размеры, более узкие, по краю равномерно-мелкопильчатые (а не крупнодвоякопильчатые близ верхушки) и т. д.

Листовая пластинка, как видно на поперечном срезе (рис. 1), самая тонкая (30—49 мкм) из таковых у всех ранее изученных видов рода *Panax*. Слабо дифференцированный мезофилл состоит из 4—5 рядов клеток. Клетки верхнего

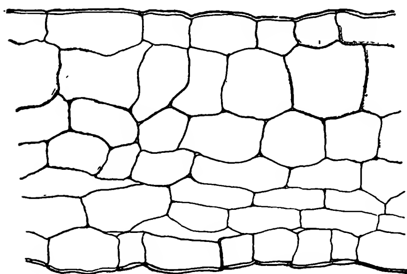


Рис. 1. Поперечный разрез листовой пластинки у *Panax vietnamensis*.

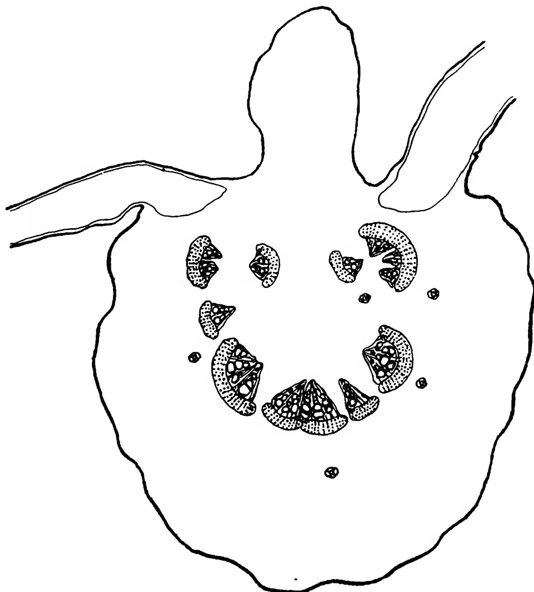


Рис. 2. Поперечный разрез главной жилки листа у *Panax vietnamensis*.

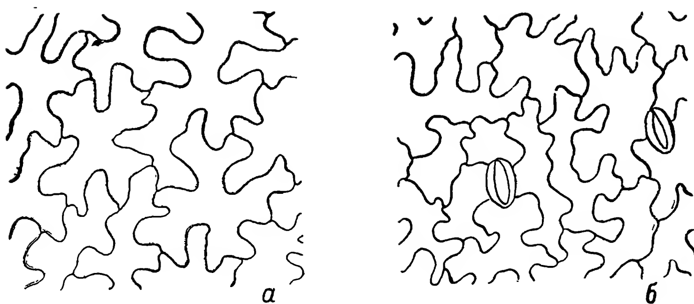


Рис. 3. Строение верхней (*а*) и нижней (*б*) эпидермы у *Panax vietnamensis*.

ряда, как у *P. pseudoginseng*, крупные, большей частью изодиаметрические; клетки нижних рядов чаще всего горизонтально вытянутые (их высота в 2—3 раза меньше длины).

Главная жилка (рис. 2), как у *P. japonicus*, и в отличие от всех других видов мощная: примерно в 9 раз больше толщины пластинки; верхний выступ закругленно-треугольный, нижний — почти округлый. Однако в отличие от *P. japonicus* мезофилл здесь не внедряется в верхний выступ жилки. Неповторимое у других видов сходство с *P. japonicus* проявляется также в строении проводящей системы, представленной 9 более или менее обособленными пучками, образующими незамкнутое (с верхней стороны) кольцо. Но только у *P. vietnamensis* в месте разрыва кольца к краевым пучкам изнутри примыкает по одному обращенному пучку. Отличает новый вид более четкая выраженность секреторных каналов, чем у остальных видов.

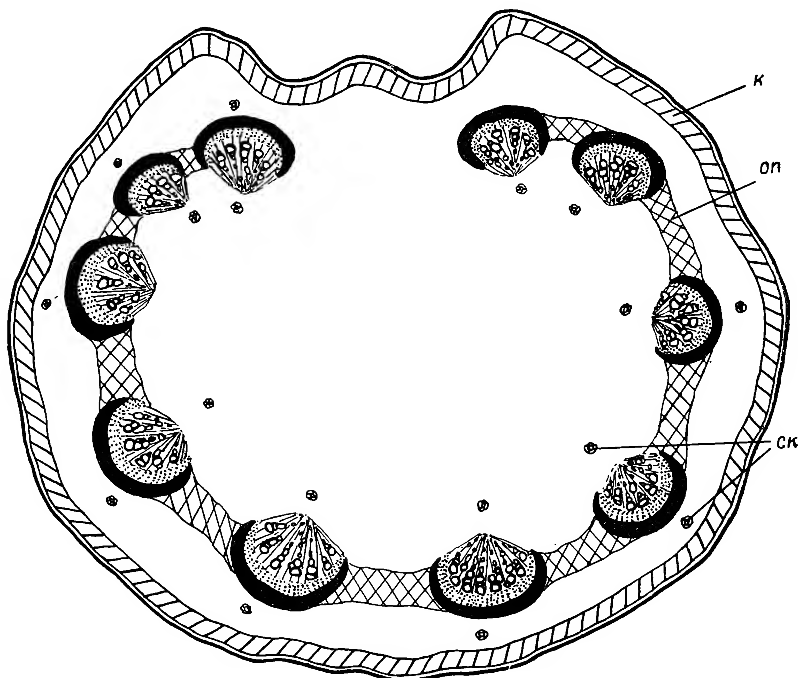


Рис. 4. Поперечный разрез черешка у *Panax vietnamensis*.

к — колленхима, *оп* — одревесневшая паренхима, *ск* — секреторные каналы.

Верхняя и нижняя эпидерма на поперечном срезе, как у большинства других видов *Panax*, относительно мало различается, если не считать *P. major* (с его резкими различиями между верхней и нижней эпидермой).

При рассмотрении в плане (рис. 3, *а*, *б*) у *P. vietnamensis* оболочки клеток верхней и нижней эпидермы извилисты почти в одинаковой степени (в отличие от всех остальных видов), но клетки различаются по своей форме: верхняя эпидерма представлена менее удлиненными клетками, чем нижняя.

Значительно отличается *P. vietnamensis* от всех других видов по целому ряду признаков строения черешка (рис. 4). Черешок нового вида укреплен субэпидермальным слоем пластинчатой колленхимы и прерывистым кольцом одревесневшей паренхимы между проводящими пучками. Имеются секреторные каналы у каждого из 10 пучков с их наружной и внутренней сторон; секреторные каналы имеются и у *P. ginseng*, но в меньшем числе.

Анализируя приведенные данные, можно выделить прежде всего анатомические признаки, по которым новый вид отличается от всех ранее изученных. Это — более четкая выраженность секреторных каналов как в главной жилке листа, так и в его черешке, почти одинаковая степень извилистости стенок клеток верхней и нижней эпидермы, наличие у черешка отчетливого слоя колленхимы и прерывистого кольца одревесневшей паренхимы между проводящими пучками черешка, наличие двух обращенных пучков близ пучков, расположенных в верхней части полукольца. По другим признакам имеется сходство то с одним, то с другим видом: с *P. pseudoginseng* — по наличию у проростков 5 листочков в листе, более крупных изодиаметрических клеток верхнего ряда мезофилла и горизонтально вытянутых клеток нижних рядов; с *P. japonicus* — по наличию мощной главной жилки листа, превышающей его пластинку в 9 раз, по форме главной жилки на поперечном разрезе, по наличию в ней 9 более или менее обособленных пучков, образующих незамкнутое с верхней стороны кольцо.

Проведенное сравнительное анатомо-морфологическое исследование подтвердило видовую самостоятельность нового вида рода *Panax* — *P. vietnamensis*.

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В., *Скворцова Н. Т.*, *Высоцкая Р. И.* и др. Сравнительное анатомо-морфологическое изучение листа видов рода *Panax* L. (*Araliaceae*). — В кн.: Вопросы сравнительной морфологии. Л.: Наука, 1975, с. 80-89. — *Ха Тхи Зунг*, *Грушвицкий И. В.* Новый вид рода *Panax* (*Araliaceae*) из Вьетнама. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 518—522.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 XI 1987.

УДК 582.33 (—925.111.16)

Бот. журн., т. 73, № 5

С. А. Грибова, А. Д. Потемкин

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ МЕЖДУРЕЧЬЯ РЕК ТОМБОЙ-ЯХА И СЁ-ЯХА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ЯМАЛ)

S. A. GRIBOVA, A. D. POTEMKIN. ON THE FLORA OF LIVERWORTS OF INTERFLUVE OF TOMBOY-YAKHA AND SE-YAKHA RIVERS (THE CENTRAL YAMAL)

Приводится список печеночных мхов (45 видов) из района междуречья рек Томбой-яха и Сё-яха (Томбой-то-Сё), относящегося к южной полосе подзоны северных тундр. Дается распределение видов по типам растительных сообществ. Флористический список Томбой-

то-Сё характеризуется низкой родовой специфичностью, высоким видовым разнообразием, относительным богатством бореальными видами и своеобразным набором кальцефилов по сравнению со списком района р. Матюйяха, относящегося к более северной части данной подзоны.

Печеночные мхи играют существенную роль в сложении растительного покрова тундровой зоны. Тем не менее их флора изучена еще недостаточно. Скудны сведения и о печеночных мхах Ямала.

Цель настоящей статьи — расширить имеющиеся данные о флоре печеночных мхов полуострова на основе сведений, полученных при обработке сборов С. А. Грибовой, проведенных в августе 1976 г. в районе междуречья Томбой-яха и Сё-яха.

Был обследован ключевой участок в междуречье Томбой-яха и Сё-яха, в 25—35 км к северо-западу от Больших Нейтинских озер (Центральный Ямал). Территория представляет собой пологоувалистую равнину, довольно хорошо дренированную сетью мелких речек и ложбин овражного типа. Водораздельные увалы имеют плоские или слегка вогнутые вершины, на которых повсеместно развит плоскополигональный микрорельеф. Увалы имеют пологие длинные склоны, часто подверженные солифлукционным процессам. Местами на бровках склонов водораздельных увалов (обычно на легких субстратах) встречаются дефляционные бугры. Для района характерно чередование почв разного механического состава, что обусловливает смену растительных сообществ и большое разнообразие образуемых ими пространственных комбинаций.

Учитывая имеющиеся схемы подзонального разделения Ямала (Аврамчик, 1969; Карта. . ., 1976) и собственные данные, мы (Грибова, 1985) отнесли исследуемый участок к подзоне северных тундр, к ее южной полосе. В местообитаниях, приближающихся к плакорным, распространены вейниково (*Calamagrostis holmii*)-осоковые (*Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*) моховые тундры. В небольшом количестве обычно растут *Betula nana*, *Salix glauca*. В моховом покрове преобладают *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum alpestre*, в виде примеси постоянны *Rhacomitrium lanuginosum*, *Tomenthypnum nitens* и др. Чрезвычайно характерны редкоивовые моховые тундры, бордюром окаймляющие увалы, а также занимающие шлейфы склонов, сухие лощины, террасы крупных рек. Разреженный кустарниковый ярус образован *Salix lanata*, *S. glauca* обычно с участием *Betula nana*. Состав травяно-кустарничкового яруса в разных местообитаниях заметно варьирует. На склонах водораздела встречаются сообщества с господством *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и небольшим числом сопутствующих видов (*Nardosmia frigida*, *Polygonum viviparum*, *Valeriana capitata*, виды *Pedicularis* и др.), иногда обильна *Salix polaris*. Плотный моховой покров образован *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dicranum elongatum* с примесью видов родов *Aulacomnium*, *Drepanocladus*, *Polytrichum alpestre* и др. На речных террасах в разреженных ивняках состав травяного покрова обычно более разнообразен, местами отмечено обилие *Dryas octopetala*, *Alopecurus alpinus* и некоторых других видов.

Важными компонентами растительного покрова являются плоско- и валиковополигональные болота и заболоченные тундры. Последние представлены тундрово-болотным комплексом кустарниковых (*Salix glauca*, *Betula nana*) травяно (*Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus* и др.)-сфагновых (*Sphagnum balticum*, *S. aongstroemii* и др.) сообществ на повышениях микрорельефа и травяно (*Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, *Dupontia fischeri*, *Calamagrostis holmii*)-гипновых (*Drepanocladus fluitans*, *Calliergon stramineum*) сообществ в микропонижениях.

Плоско- и валиковополигональные болота — комплекс кустарниковых (*Betula nana*, *Salix glauca*) моховых (*Hylocomium splendens*, *Dicranum angustum*, *D. elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum alpestre*, *P. juniperinum*, иногда *Sphagnum fimbriatum* и др.) сообществ на буграх и осоково (*Carex ro-*

ТАБЛИЦА 1

Распределение печеночных мхов по типам растительных сообществ

Вид	Типы растительных сообществ										
	злаково-осочковая тундра	кустарничково-осочковая тундра	комплекс пятнистых кустарничково-осочковых моховых и пушицево-вейниковых тундр	ивняково-мелкоерниковая злаково-осочковая моховая тундра	разреженные ивняки вейниково-осоковые	разреженные ивняки злаково-моховые	ерник зеленомошно-сфагновый	комплекс ивняковых травяно-сфагновых и травяно-гипновых сообществ	комплекс кустарничково-пушицево-моховых сообществ на буграх и травяно-гипновых в мочажинах	осоковое болото	Встречаемость видов в гербарных образцах
1. *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1
2. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	50
3. *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal.	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	25
4. *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	2
5. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum.	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	11
6. *Gymnocolea acutiloba* (Schiffn.) K. Müll.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	1
7. *G. inflata* (Huds.) Dum.	+	+	—	—	+	—	—	+	+	+	15
8. *Leiocolea heterocolpa* (Thed.) Buch	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	2
9. *Lophozia major* (C. Jens.) Schljak.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1
10. *L. excisa* (Dicks.) Dum.	—	—	—	+	+	—	—	+	—	+	4
11. *L. groenlandica* (Nees) Macoun.	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	9
12. *L. incisa* (Schrad.) Dum.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	1
13. *L. opacifolia* Culmann	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	2
14. *L. savicziae* Schljak.	+	+	—	+	+	—	—	—	+	—	5
15. *L. ventricosa* (Dicks.) Dum.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	3
16. *Orthocaulis atlanticus* (Kaal.) Buch	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	1
17. *O. binsteadii* (Kaal.) Buch	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	35
18. *O. kunzeanus* (Hüb.) Buch	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	28
19. *O. quadrilobus* (Lindb.) Buch	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	2
20. *Sphenolobus minutus* var. *minutus* (Schreb.) Berggr.	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—	30
21. *S. minutus* var. *grandis* Frye et Clark	+	+	—	+	+	+	—	—	—	—	10
22. *Tritomaria exsectiformis* subsp. *arctica* Schust.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	2
23. *T. heterophylla* Schust.	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	5
24. *T. quinquedentata* (Huds.) Buch	+	+	—	+	+	—	+	+	+	+	39
25. *Gymnomitrion corallioides* Nees	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	1
26. *Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljak.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1
27. *S. pumilum* subsp. *polaris* (Berggr.) Schust.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	1
28. *Scapania invisa* Schust.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	1
29. *S. irrigua* (Nees) Nees	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1
30. *S. hyperborea* Jørg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
31. *S. lingulata* Buch	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	2
32. *S. mucronata* subsp. *praetervisa* Schust.	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	3
33. *S. paludicola* var. *paludicola* Loeske et L. Müll.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
34. *S. paludicola* var. *rotundiloba* Schust.	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	20
35. *S. parvifolia* Warnst.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	3
36. *S. scandica* (H. Arnell et Buch) Macv.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	1
37. *S. tundrae* (H. Arnell) Buch	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1

Вид	Типы растительных сообществ										
	злаково-осочковая тундра	кустарничково-осочковая тундра	комплекс пятнистых кустарничково-осочковых моховых и пушицево-вейниковых тундр	ивняково-мелкоерниковая злаково-осочковая моховая тундра	разреженные ивняки вейниково-осоковые	разреженные ивняки злаково-моховые	ерник зеленомошно-сфагновый	комплекс ивняковых травяно-сфагновых и травяно-гипновых сообществ	комплекс кустарничково-пушицево-моховых сообществ на буграх и травяно-гипновых в мочажинах	осоковое болото	Встречаемость видов в гербарных образцах
38. *Cephaloziella arctica* Bryhn et Kaal. ex K. Müll.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	3
39. *C. divaricata* var. *divaricata* (Sm.) Schiffn.	—	—	+	+	+	—	—	+	+	—	9
40. *C. divaricata* var. *scabra* (Howe) S. Arnell	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1
41. *C. hampeana* (Nees) Schiffn.	+	—	—	+	+	—	—	+	+	—	10
42. *C. rubella* var. *rubella* (Nees) Warnst.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1
43. *C. rubella* var. *elegans* (Heeg) Schust.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	1
44. *C. subdentata* Warnst.	+	—	+	+	+	—	+	+	+	—	15
45. *C. uncinata* Schust.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	2
46. *Cephalozia ambigua* C. Mass.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	2
47. *C. bicuspidata* (L.) Dum.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	2
48. *C. lunulifolia* (Aust.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
49. *C. pleniceps* (Hook.) Buch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
Всего	17	17	11	16	18	7	2	23	16	15	—

tundata, *C. stans*)-гипновых (виды родов *Drepanocladus*, *Calliergon*) или злаково-пушицево-осоково (*Dupontia fischeri*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, *Carex stans*, *C. rotundata*)-гипновых сообществ в мочажинах.

Печеночники в данном районе произрастают главным образом среди зеленых мхов. Чистые покрытия в виде корок, которые обычно образуют представители родов *Gymnomitrion*, *Anthelia* и некоторых других, здесь, как правило, не встречаются, что можно объяснить почти полным отсутствием песчаных обнажений. Наибольшее многообразие печеночников (23 таксона) было отмечено в заболоченных тундрах, представленных комплексом ивняково-сфагновых сообществ на буграх и злаково-осоково-гипновых сообществ в мочажинах. Самым обедненным оказался ерник зеленомошно-сфагновый (табл. 1).

Наиболее распространенным видом, преобладающим по обилию и частоте встречаемости в различных типах сообществ, является *Ptilidium ciliare*. Местами он выступает в качестве содоминанта в моховом покрове. Уступая последнему по массовости развития, достаточно часто встречаются в различных типах сообществ такие виды, как *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella subdentata*, *Gymnocolea inflata*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Tritomaria quinquedentata*, *Orthocaulis binsteadii*. Среди последних четырех как сопутствующий часто отмечен *Lophozia groenlandica*. Во многих типах местообитаний встречены виды рода *Cephaloziella*, наиболее распространенными из которых являются *Cephaloziella subdentata*, *C. divaricata*, *C. hampeana*.

Около 67 % видов выявлены лишь в 1-м—2-х типах растительных сообществ.

Примерно половина видов отмечена в стерильном состоянии. *Anthelia juratzkana*, *Scapania parvifolia*, *Cephaloziella divaricata*, *C. uncinata* собраны со спороношением, *Gymnocolea inflata*, *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris*, *Cephalozia ambigua* — с периантиями; 16 видов встречено с выводковыми почками, а у *Cephaloziella subdentata* отмечены и выводковые почки, и периантии.

Список печеночных мхов Томбой-то-Сё насчитывает 49 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся, согласно системе K. Müller (1951), к одному порядку, 2 подпорядкам, 11 семействам и 16 родам. Набор и распределение ведущих семейств приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Набор и распределение ведущих семейств

Семейство	Число видов	
	абсолютное	в процентах
1. *Lophoziaceae*	18	40
2. *Scapaniaceae*	9	20
3. *Cephaloziellaceae*	6	13.3
4. *Cephaloziaceae*	4	8.9
5. *Jungermanniaceae*	2	4.4
Всего	40	86.6

Таким образом, 5 ведущих семейств включает 86.6 % всех видов, выявленных в данной точке.

Большинство видов встречено в своей типовой форме. Четыре вида представлены двумя разновидностями — *Sphenolobus minutus* var. *minutus* и var. *grandis*, *Scapania paludicola* var. *paludicola* и var. *rotundiloba*, *Cephaloziella divaricata* var. *divaricata* и var. *scabra*, *C. rubella* var. *rubella* и var. *elegans*. Три вида представлены только нетиповыми подвидами — *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris*, *Tritomaria exsectiformis* subsp. *arctica*, *Scapania mucronata* subsp. *praetervisa*, один вид — нетиповой разновидностью *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*.

В систематическом отношении особый интерес представляет нахождение на Ямале таких редких таксонов, как *Scapania invisa*, *Cephaloziella uncinata*, *C. rubella* var. *elegans*. *Scapania invisa* была собрана один раз на шлейфе склона северной экспозиции крутизной 2—3° в осочково-дриадовой моховой тундре, довольно редкой для района исследования, где произрастала среди *Polytrichum piliferum* Hedw., *Cephaloziella arctica* и других зеленых мхов и печеночников. У отдельных растений отмечены выводковые почки. *Cephaloziella uncinata* была встречена 2 раза на шлейфе склона в злаково-осочковой тундре и заболоченной тундре, с периантиями и спороношением. *Cephaloziella rubella* var. *elegans* отмечена 1 раз в очень малом количестве, в образце, собранном в разреженном злаковом ивняке.

Определенный интерес представляет сопоставление флористических списков данного района и района р. Матюйяха (Жукова, Ребристая, 1986). Последний богаче таксонами высших, чем вид рангов. Для этой точки характерна высокая родовая специфичность по сравнению с Томбой-то-Сё, где отмечен только один

ТАБЛИЦА 3

Таксономическая характеристика печеночных мхов районов Томбой-то-Сё и Матюйяха

Район	Число							
	порядков	семейств	родов	видов	общих		специфичных	
					родов	видов	родов	видов
Томбой-то-Сё	1	11	16	45	15	23	1	22
Матюйяха	2	14	23	40			8	17

специфичный род — *Riccardia* (*R. latifrons*). Вместе с тем видовое богатство ряда родов (*Cephaloziella*, *Cephalozia*, *Lophozia*, *Scapania*) района Томбой-то-Сё значительно выше, чем в районе р. Матюйяха. Среднее число видов в роде для Томбой-то-Сё — 2.81, а для Матюйяха — только 1.74. Коэффициент сходства видового состава, по Серенсену-Чекановскому (Шмидт, 1980), для флористических списков Матюйяха и Томбой-то-Сё составляет 54.1 % (табл. 3).

При сопоставлении ботанико-географических характеристик видов (Шляков, 1976—1982) из сравниваемых районов выявляются как общие, так и специфические черты обоих флористических списков: 1) доля участия бореальных видов во флоре Томбой-то-Сё (31.1 %) выше, чем во флоре Матюйяха (20 %); 2) для Матюйяха характерен высокий процент арктоальпийских видов (30 %) и низкий — арктических (5 %), тогда как в районе Томбой-то-Сё число арктоальпийских видов равно числу арктических (по 17.8 %); 3) процент гипоарктогорных видов для обеих точек примерно одинаков (около 25 %); 4) количество гипоарктических, гипоарктобореальных, бореально-гипоарктических, голарктических, горных, космополитных видов довольно мало. Каждый элемент представлен 1—2 видами. В районе Томбой-то-Сё не встречены космополитные виды, а в районе Матюйяха — гипоарктические.

Для обеих точек отмечено наличие кальцефильных видов, составляющих чуть больше 10 % списков. Интересно, что, несмотря на достаточную близость изученных районов, общим кальцефилом является только *Tritomaria heterophylla*. *Scapania invisa*, *S. mucronata* subsp. *praetervisa*, *Lophozia major* отмечены лишь на Томбой-то-Сё, а *Scapania cuspiduligera*, *S. brevicaulis*, *Arnellia fennica* и *Barbilophozia barbata* — только на Матюйяха.

В заключение хотим выразить глубокую благодарность А. Л. Жуковой за ценные советы и помощь в определении ряда видов, а также Н. А. Константиновой за консультацию по определению некоторых видов рода *Lophozia*.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 3, с. 410—420. — *Грибова С. А.* К вопросу о картировании растительного покрова тундр в связи с его неоднородностью (на примере Центрального Ямала). — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1985, с. 60—66. — *Жукова А. Л.*, *Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов района реки Матюйяха (полуостров Ямал). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 642—649. — *Карта* растительности Западно-Сибирской равнины. М. 1 : 1 500 000 / Под ред. И. С. Ильиной. М.: ГУГК, 1976. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР. Вып. 1—5. Л.: Наука, 1976—1982. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 288 с. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). Lfg 2. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schveiz. Bd 6. Leipzig, 1951, S. 161—320.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VII 1987.

УДК 581.9 (571.62) Бот. журн., т. 73, № 5

Т. В. Плиева

ФЛОРА БАССЕЙНА р. НАЧИНГАЧВЕЕМ (АНЮЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

T. V. PLIEVA. FLORA OF THE NACHINGACHVEEM RIVER BASIN (ANYUYSK UPLAND)

Приводится аннотированный список флоры бассейна р. Начингачвеем, насчитывающий 244 вида сосудистых растений. Дается географический анализ конкретной и парциальных флор, обсуждаются особенности состава и степень самобытности флоры.

В полевой сезон 1981 г. автору удалось исследовать флору района, расположенного восточнее оз. Верхний Илирней в Анюйском нагорье, вблизи слияния рек Илирнейвеем и Начингачвеем, берущих начало в центральной части Илирнейского кряжа. Территория обследованной конкретной флоры (КФ) представляет собой район южных предгорий Илирнейского кряжа, защищенный с севера высокой горной грядой (с отметками 1000—1200 м над ур. м.) (см. рисунок). На большей части территории отчетливо сохраняются следы деятельности ледников: обилие моренного материала по бортам долин, заметная роль в ландшафте моренных холмов и гряд. Именно в этом районе проходит северная граница распространения лиственничных редколесий и зарослей кедрового стланика, однако основную часть территории КФ занимают тундровые сообщества — главным образом травяные и травяно-кустарничковые. В поймах рек Илирнейвеем и Начингачвеем заметные площади ивняков с господством *Salix alaxensis*, *S. anadyrensis* и *S. krylovii* чередуются с луговыми разнотравными группировками. В южной, более пониженной части района, преобладают редкостойные лиственничники, где в зависимости от дренированности местообитаний в напочвенном покрове доминируют то моховые, то лишайниковые синузии и соответственно варьирует состав цветковых растений в нижних ярусах. Далее приводятся краткие данные о всех видах местной флоры.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. — редко, среди россыпей камней, у скал. ЛТ.

Equisetum arvense L. — обычно, в поймах, у водотоков, по берегам озер. ЛТ.

E. scirpoides Michx. — нечасто, в полосах стока, на береговых склонах. ЛТ.

E. variegatum Schleich. — нередко, на галечниках, пойменных террасах. ЛТ.

Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — редко, в кустарничково-мохово-лишайниковых сообществах на склонах гор. Т.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron — обычно, на щебнистых склонах, скалах, на вершинах невысоких гряд, преимущественно в травяных сообществах. ЛТ.

Larix cajanderi Mayr — обычно, образует редкостойные насаждения на террасах и теплых склонах. Л.

Sparganium hyperboreum Laest. — редко, в воде озерков. ЛТ.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — обычно, от речных пойм до вершин и гребней гор. ЛТ.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно, на сухих пойменных террасах, южных склонах, гребнях невысоких холмов. ЛТ.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — нередко, у водотоков, в сырых депрессиях, на северных склонах. ЛТ.

Agrostis anadyrensis Socz. — редко, на аллювиях ручьев и речек. ЛТ.

Calamagrostis holmii Lange — обычно, в поймах, по берегам озер, на береговых склонах. ЛТ.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — нередко, на сухих теплых склонах, террасах, у скал. ЛТ.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — нередко, в кочкарных и кустарничковых тундрах, в редколесьях, в ложбинах стока. ЛТ.

Pinus pumila (Pall.) Regel — очень редко, на прогалинах. ЛТ.

C. purpurea (Trin.) Trin. — обычно, по берегам озер, ручьев и речек, у водотоков. ЛТ.

C. purpurascens R. Br. — редко, на сухих щебнистых склонах, у скал. ЛТ.

Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. — нередко, на речных аллювиях по берегам озер. ЛТ.

1 — базовая точка радиальных маршрутов. Пунктиром обозначена территория конкретной флоры.

Trisetum molle Kunth — нечасто, на сухих пойменных террасах, береговых склонах. ЛТ.

T. spicatum (L.) Richt. — обычно, в тундровых сообществах на склонах и вершинах, в поймах ручьев и рек. ЛТ.

Pleuropogon sabinii R. Br. — очень редко, в воде озерков. Т.

Poa arctica R. Br. — обычно, в тундровых сообществах от пойм до вершин, реже в сырых лиственничниках. ЛТ.

P. glauca Vahl — обычно, на южных склонах, вершинах, сухих террасах, осыпях, у скал. ЛТ.

P. malacantha Kom. — нередко, на щебнисто-суглинистых субстратах по склонам и на шлейфах гор, на аллювиях. ЛТ.

P. paucispicula Scribn. et Merr. — редко, на местах снежников, по берегам водотоков. ЛТ.

P. pratensis L. — нередко, на речных террасах, береговых склонах, на конусах выноса временных потоков. ЛТ.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — обычно, в воде озерков. ЛТ.

Festuca altaica Trin. — обычно, в нижних частях склонов на речных террасах. ЛТ.

F. auriculata Drob. — нечасто, на южных склонах и вершинах невысоких моренных гряд. ЛТ.

F. brachyphylla Schult. et Schult. f. — обычно, от вершин до пойм, кроме переувлажненных местообитаний. ЛТ.

F. brevissima Jurtz. — редко, на щебнистых вершинах и склонах. Т.

F. hyperborea Holmen — очень редко, на вершинах, у снежников и водотоков. Т.

Bromus pumpellianus Scribn. — нередко, на речных террасах, горных склонах, у скал. ЛТ.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski — нечасто, на речных аллювиях. ЛТ.

R. macroura (Turcz.) Nevski — нечасто, на речных аллювиях. ЛТ.

R. villosa V. Vassil. — редко, у скал, на южных склонах. Т.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — нередко, на речных аллювиях, на южных склонах, по берегам ледниковых озер. ЛТ.

Eriophorum polystachyon L. — обычно, в сырых депрессиях, по берегам озер.

E. russeolum Fries — нередко, в сырых депрессиях. ЛТ.

E. scheuchzeri Hoppe — нечасто, на сырых аллювиях, у дорог. ЛТ.

E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve — редко, в полосах обогащенного стока. Т.

E. vaginatum L. — обычно, в сырых лиственничниках, на речных террасах. ЛТ.

Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr. — редко, в сырых депрессиях. Т.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fior. et Paol. — обычно, на южных склонах, речных террасах, вершинах моренных гряд. ЛТ.

K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. — очень редко, в полосах обогащенного стока. Т.

Carex aquatilis Wahlenb. — редко, по краям озер и стариц. ЛТ.

C. atrofusca Schkuhr — редко, в полосах обогащенного стока. Т.

C. appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. — редко, по берегам озер и рек. Л.

C. chordorrhiza Ehrh. — обычно, в сырых депрессиях. ЛТ.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. — редко, на речных аллювиях.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. — редко, в сырых депрессиях и полосах обогащенного стока. ЛТ.

C. gynocrates Wormsk. — редко, в сырых депрессиях и полосах стока. ЛТ.

C. holostoma Drej. — редко, в сырых депрессиях. Т.

C. lugens H. T. Holm — обычно, от пойм до вершин, в умеренно увлажненных слабодренированных местообитаниях. Доминирует на пологих склонах, горных террасах и в седловинах. ЛТ.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. — обычно, в травяно-кустарничковых группировках на склонах и вершинах. ЛТ.

C. misandra R. Br. — нечасто, в полосах обогащенного стока. Т.

C. norvegica Retz. — редко, на речных террасах. ЛТ.

C. obtusata Liljebl. — нечасто, на южных склонах, вершинах моренных гряд. ЛТ.

C. pediformis C. A. Mey. — редко, на южных склонах. ЛТ.

C. podocarpa R. Br. — нередко, у водотоков, снежников. Т.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith — нечасто, в сырых депрессиях, по берегам озер. ЛТ.

C. rostrata Stokes — редко, по берегам озер. ЛТ.

C. rotundata Wahlenb. — нередко, в сырых депрессиях и полосах стока. Т.

C. rupestris Bell. ex All. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах моренных гряд. ЛТ.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — нечасто, в сырых депрессиях и пятнистых суглинистых тундрах. ЛТ.

C. supina Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. — редко, на склонах моренных холмов и речных аллювиях. ЛТ.

C. stans Drej. — обычно, в сырых депрессиях, по берегам озер и водотоков. ЛТ.

C. tripartita All. — редко, у снежников на сырых аллювиях. ЛТ.

C. marina Dew. — редко, в сырых депрессиях. Т.

C. vaginata Tausch — нередко, в лиственничниках, кустарничковых группировках поймы, в травяно-кустарничковых тундрах. ЛТ.

Juncus biglumis L. — обычно, от пойм до вершин в условиях умеренного и сильного увлажнения. ЛТ.

J. castaneus Smith — редко, у водотоков, в полосах стока, по берегам озер. ЛТ.

J. leucochlamys Zing. — редко, по краям водотоков. ЛТ.

J. albescens (Lange) Fern. — редко, в сырых депрессиях. Т.

Lusula confusa Lindb. — обычно, от пойм до вершин, кроме переувлажненных местообитаний. ЛТ.

L. multiflora (Retz.) Lej. — нередко, на речных террасах, у озер, по берегам водотоков. ЛТ.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — редко, у водотоков, в полосах стока, у снежников в травяно-кустарничковых сообществах. ЛТ.

L. wahlenbergii Rupr. — редко, в сырых депрессиях. Т.

Tofieldia coccinea Richards. — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах. ЛТ.

T. pusilla (Michx.) Pers. — редко, в сырых депрессиях. ЛТ.

Veratrum oxysepalum Turcz. — нередко, в поймах ручьев и речек, у водотоков, на береговых обрывах. ЛТ.

Allium strictum Schrad. — редко, на сухих южных склонах, осыпях, у скал. ЛТ.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — нечасто, у снежников и на вершинах высоких гребней. Т.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — редко, на речных террасах. Л.

Salix alaxensis Covil. — обычно, на террасах рек и ручьев. ЛТ.

S. anadyrensis Flod. — нередко, на речных террасах, в лиственничниках. ЛТ.

S. boganidensis Trautv. — редко, в поймах рек и ручьев. ЛТ.

S. glauca L. — нередко, на склонах и речных террасах, в тундрах и редколесьях. ЛТ.

S. fuscescens Anderss. — нередко, в сырых депрессиях. ЛТ.

S. hastata L. — нередко, в поймах рек и ручьев, у водотоков. ЛТ.

S. krylovii E. Wolf — обычно, вдоль водотоков, на береговых склонах и в поймах. ЛТ.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. — редко, в лиственничниках и кустарничковых тундрах, преимущественно на северных склонах и вершинах. ЛТ.

S. phlebophylla Anderss. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

S. polaris Wahlenb. — редко, у снежников, истоков ручьев в верхнем поясе гор. Т.

S. pulchra Cham. — обычно, от пойм до вершин. Нередко доминирует в желобах стока, по берегам озер. ЛТ.

S. recurvigemmis A. Skvorts. — редко, в полосах обогащенного стока. Т.

S. reticulata L. — редко, у снежников, в полосах стока, вдоль водотоков. Т.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — нередко, на речных террасах. ЛТ.

S. schwerinii E. Wolf — редко, на речных аллювиях. ЛТ.

S. sphenophylla A. Skvorts. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. ЛТ.

S. tschuktschorum A. Skvorts. — нередко, среди каменистых россыпей у водотоков. ЛТ.

Betula exilis Sukacz. — обычно, от пойм до вершин во многих тундровых и лесных сообществах. ЛТ.

B. cajanderi Sukacz. — очень редко, на защищенных южных склонах. Л.

B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey. — нередко, в лиственничных редколесьях и на защищенных южных склонах. ЛТ.

Alnus fruticosa Rupr. — обычно, в лиственничниках, на речных террасах, у желобов стока. ЛТ.

Oxyria digyna (L.) Hill — редко, у снежников и водотоков. ЛТ.

Rumex graminifolius Lamb. — редко, на речных аллювиях, на южных склонах моренных холмов. ЛТ.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky — нечасто, у водотоков, снежников, на горных террасах и седловинах. Т.

P. tripterocarpum A. Gray — обычно, от пойм до вершин, кроме переувлажненных местообитаний. ЛТ.

P. viviparum L. — обычно, от пойм до вершин, чаще в полосах стока и на аллювиях. ЛТ.

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — обычно, во многих кустарничково-травяно-моховых группировках. ЛТ.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно, от пойм до вершин, преимущественно в тундровых сообществах. ЛТ.

S. fischeriana Sér. — нередко, на аллювиях ручьев и рек. ЛТ.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — нечасто, на аллювиях и в пятнистых тундрах на склонах. ЛТ.

Sagina intermedia Fenzl — редко, на речных аллювиях. ЛТ.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Tell. — редко, у снежников, на речных аллювиях. Т.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — редко, в кустарничково-травяных тундрах на склонах и вершинах. Т.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. — обычно, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах, на галечниках рек и ручьев. ЛТ.

Arenaria capillaris Poir. — редко, на щебнистых южных склонах. ЛТ.

A. tschuktschorum Regel — нередко, на южных склонах, сухих речных террасах, вершинах моренных холмов. ЛТ.

Silene stenophylla Ledeb. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

Gastrolychnis affinis (Vahl) Tolm. et Kozhan. — редко, у скал, на речных аллювиях. ЛТ.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan. — редко, в полосах стока, в сырых депрессиях, по берегам озер. Т.

Dianthus repens Willd. — нередко, на южных щебнистых склонах, на галечниках рек. ЛТ.

Caltha arctica R. Br. — нередко, в сырых депрессиях, по берегам озер и стариц. ЛТ.

Aconitum productum Reichenb. — обычно, на береговых склонах у нор сусликов, на конусах выноса. ЛТ.

Anemone sibirica L. — обычно, от пойм до вершин в травяно-кустарничковых сообществах. ЛТ.

Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng. — редко, на речных аллювиях. Т.

P. multifida (G. Pritz.) Juz. — нередко, на южных склонах. ЛТ.

Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. — редко, в полосах стока на склонах. Т.

Ranunculus affinis R. Br. — редко, на южных склонах, у скал, у нор сусликов. ЛТ.

R. gmelinii DC. — обычно, по краям озер и стариц. ЛТ.

R. lapponicum L. — нередко, в сырых редколесьях, по берегам водоемов. Л.

R. pallasii Schlecht. — нечасто, по краям озер и стариц. ЛТ.

R. reptans L. — редко, на речных аллювиях, по берегам озер. ЛТ.

Thalictrum alpinum L. — нередко, в травяных и кустарничковых сообществах. ЛТ.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. — редко, на аллювиях и щебнистых склонах, у скал. Т.

P. hypsipetes Petrovsky — редко, у снежников, в истоках ручьев. Т.

Eutrema edwardsii R. Br. — нечасто, на аллювиях, у водотоков, в полосах стока, у снежников. ЛТ.

Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz — редко, у скал, на осыпях южных склонов. ЛТ.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. — редко, на осыпях южных склонов, у скал, на галечниках, у нор животных. ЛТ.

Cardamine bellidifolia L. — нередко, у снежников, водотоков, на щебнистых склонах и вершинах. ЛТ.

C. hyperborea O. E. Schulz — редко, на сырых аллювиях ручьев и речек. Т.

Arabis umbrosa Turcz. — нередко, на аллювиях рек. ЛТ.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — обычно, в кустарниковых и кустарничковых сообществах, преимущественно на северных склонах и в ложбинах. Т.

Draba cinerea Adams — нередко, на щебнистых южных склонах, сухих речных террасах, у нор животных, на скалах. ЛТ.

D. fladnizensis Wulf — редко, на щебнистых склонах, у скал. Т.

D. hirta L. — нередко, на пойменных террасах, щебнистых склонах, у водотоков. ЛТ.

D. nivalis Liljebl. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на сухих террасах и галечниках. Т.

Saxifraga funstonii (Small) Fedde — обычно, от пойм до вершин в тундровых сообществах. ЛТ.

S. foliolosa R. Br. — редко, на сырых аллювиях, в сырых травяно-моховых тундрах, по берегам. ЛТ.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — редко, в сырых лиственничниках, в кустарничковых сообществах, у водотоков. ЛТ.

S. hirculus L. — редко, в сырых депрессиях, по берегам озер, у водотоков. ЛТ.

S. nelsoniana D. Don — нередко, в лиственничниках, в умеренно увлажненных травяных и кустарниковых тундрах. ЛТ.

S. punctata L. — нередко, на щебнистых склонах. ЛТ.

S. tenuis Wahlenb. — редко, у снежников, на скалах. Т.

Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. — редко, в истоках ручьев, у снежников. Т.

Parnassia palustris L. — обычно, по берегам водоемов, на сырых аллювиях. ЛТ.

Ribes triste Pall. — нередко, на щебнистых южных склонах в полосе редколесий. ЛТ.

Rubus arcticus L. — обычно, на южных склонах, речных террасах, береговых обрывах. ЛТ.

R. chamaemorus L. — нередко, в моховых лиственничниках и кустарниковых тундрах. ЛТ.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz — нередко, в лиственничниках, на южных склонах и сухих речных террасах. ЛТ.

Comarum palustre L. — нередко, в сырых депрессиях и по берегам озер. ЛТ.

Potentilla elegans Cham. et Schlecht. — редко, на вершинах и щебнистых склонах. Т.

P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — редко, у снежников, в истоках ручьев. Т.

P. arenosa (Turcz.) Juz. — нередко, на щебнистых южных склонах, у скал, возле нор животных. ЛТ.

P. hyparctica Malte — нередко, на южных склонах, речных террасах, у скал. Т.

P. nivea L. — редко, на щебнистых южных склонах. ЛТ.

P. stipularis L. — нечасто, на пойменных террасах, береговых склонах, у нор животных. ЛТ.

P. uniflora Ledeb. — обычно, на щебнистых склонах, вершинах, галечниках. Т.

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle — редко, в травяно-кустарничковых тундрах верхнего пояса гор. Т.

Dryas punctata Juz. — обычно, от пойм до вершин. ЛТ.

Rosa acicularis Lindl. — нередко, на южных склонах. ЛТ.

Astragalus alpinus L. — нередко, в травяных сообществах. Т.

A. frigidus (L.) A. Gray — нередко, в поймах рек. ЛТ.

A. kolymensis Jurtz. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

A. schelichowii Turcz. — редко, на речных аллювиях. ЛТ.

Oxytropis maydelliana Trautv. — редко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах. Т.

O. middendorffii Trautv. — нечасто, на щебнистых южных склонах, у скал, на галечниках. Т.

O. vasskovskyi Jurtz. — очень редко, на щебнистых южных склонах. Т.

O. vassilczenkoi Jurtz. — нередко, на щебнистых склонах, сухих пойменных террасах, у скал. ЛТ.

O. czukotica Jurtz. — обычно, на щебнистых склонах, вершинах, террасах. Т.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Tell. — нередко, на склонах и пойменных террасах, по берегам водотоков. ЛТ.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — обычно, в лиственничниках, кустарниковых сообществах на склонах, на сухих моренах и речных террасах. ЛТ.

Chamerion angustifolium (L.) Scop. — нечасто, на щебнистых горных склонах. ЛТ.

Ch. latifolium (L.) Th. Fries et Lange — обычно, на галечниках рек, на осыпных склонах, вершинах моренных холмов. ЛТ.

Hippuris lanceolata Retz. — редко, в озерках и старицах. ЛТ.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb. — нередко, на щебнистых южных склонах, сухих террасах рек, у скал. ЛТ.

Pyrola grandiflora Radius — обычно, в лиственничниках, зарослях пойменных кустарников, в кустарниковых сообществах на склонах. ЛТ.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — обычно, в лиственничниках и кустарниковых сообществах на склонах, в поймах. ЛТ.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd ex Steud. — обычно, в лиственничниках и кустарниковых сообществах. ЛТ.

Rhododendron parvifolium Adams — нечасто, на моренных террасах, у желобов стока. Т.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — нечасто, у снежников, в верховьях ручьев, на склонах северных экспозиций. Т.

Andromeda polifolia L. — нередко, в сырых депрессиях. ЛТ.

Arctous alpinus (L.) Niedenzu — обычно, на склонах и горных террасах, вершинах моренных холмов, в поймах. ЛТ.

A. erythrocarpa Small — нередко, в полосах стока, на речных террасах. ЛТ.

Vaccinium uliginosum L. — обычно, от пойм до вершин, в редколесьях и тундрах. ЛТ.

V. vitis-idaea L. — обычно и почти повсеместно, кроме переувлажненных депрессий. ЛТ.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. — редко, в сырых моховых лиственничниках. Т.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

Androsace chamaejasme Wulfen — редко, на щебнистых южных склонах. Т.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

A. septentrionalis L. — нередко, на южных склонах, у скал, на сухих пойменных террасах, у нор животных. ЛТ.

Armeria maritima (Mill.) Willd. — редко, на склонах и вершинах моренных холмов, в сухих поймах. Т.

Gentiana barbata Froel. — очень редко, на южных склонах и пойменных террасах. ЛТ.

G. glauca Pall. — редко, у снежников, вдоль водотоков. ЛТ.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — нередко, в сырых депрессиях, по берегам озер, в кустарниковых зарослях на склонах и в поймах. ЛТ.

Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg. — редко, на южных склонах, у скал. ЛТ.

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. — нередко, на южных склонах. ЛТ.

Pedicularis adamsii Hult. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

P. capitata Adams — редко, у оснований склонов, по берегам ручьев, у снежников. Т.

P. labradorica Wirsing — обычно, в лиственничниках и кустарниковых сообществах на склонах. ЛТ.

P. lapponica L. — обычно, в лиственничниках и кустарниковых тундрах. ЛТ.

P. oederi Vahl — редко, у снежников и водотоков. Т.

P. sceptrum-carolinum L. — редко, в поймах рек. Л.

P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult. — редко, в сырых депрессиях и у водотоков. ЛТ.

P. verticillata L. — нередко, на речных аллювиях. ЛТ.

Pinguicula villosa L. — редко, в моховых лиственничниках. Л.

Galium densiflorum Ledeb. — нередко, на пойменных террасах, береговых склонах, у скал. ЛТ.

Linnaea borealis L. — редко, в лиственничниках и кустарниковых зарослях пойм. ЛТ.

Valeriana capitata Pall. — нередко, в лиственничниках и тундровых сообществах, на аллювиях. ЛТ.

Aster alpinus L. — редко, у скал, на южных склонах. ЛТ.

Erigeron acris L. — редко, на речных аллювиях. ЛТ.

E. eriocephalus J. Vahl — редко, на склонах моренных холмов, в поймах. ЛТ.

E. humilis J. Grah. — редко, у снежников, на сырых аллювиях. ЛТ.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman — редко, на южных склонах, сухих пойменных террасах. ЛТ.

A. villifera Boriss. — редко, у водотоков, на аллювиях. ЛТ.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC. — нередко, на пойменных террасах и береговых склонах. ЛТ.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — обычно, в сухих лиственничниках, кустарниковых сообществах, в поймах, у скал и снежников. ЛТ.

A. borealis Pall. — редко, на галечниках рек и ручьев. ЛТ.

A. furcata Bieb. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

A. kruhsiana Bess. — нередко, на щебнистых южных склонах, сухих террасах. ЛТ.

Nardosmia glacialis Ledeb. — редко, у снежников, вдоль водотоков. Т.

N. gmelinii Turcz. ex DC. — редко, на аллювиях, у основания береговых склонов. ЛТ.

N. frigida (L.) Hook. — обычно, в сырых лиственничниках, пойменных зарослях, вдоль водотоков. ЛТ.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Т.

A. iljinii (Maguire) Iljin — редко, у скал, на сухих пойменных террасах. ЛТ.

Senecio frigidus (Richards.) Hook. — редко, в полосах стока. Т.

S. resedifolius Less. — редко, в полосах стока, у водотоков. Т.

S. tundricola Tolm. — редко, у снежников и водотоков. Т.

Saussurea tilesii Ledeb. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. ЛТ.

Taraxacum macilentum Dahlst. — редко, на пойменных террасах. ЛТ.

Crepis nana Richards. — редко, на щебнистых южных склонах и галечниках. Т.

В нашем случае представилась возможность одновременного и раздельного учета видов, населяющих тундровую и лесную части территории. Единый флористический список для всего района в целом был параллельно проанализирован по «парциальным флорам» (Юрцев, 1982). Сравнительные данные представлены в таблице.

Соотношение географических элементов в парциальных флорах и конкретной флоре (процент вычислен от общего числа видов)

Долготные и широтные географические группы	Парциальные флоры				Конкретная флора	
	тундровая		лесная			
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Циркумполярная	94	39.7	75	41.5	97	39.6
Восточносибирско-западноамериканская	24	10.1	18	19.9	24	9.8
Восточносибирская	21	8.9	17	9.4	24	9.8
Евразийско-западноамериканская	19	8.1	14	7.7	19	7.7
Сибирско-западноамериканская	15	6.3	11	6.1	15	6.1
Сибирско-американская	15	6.3	14	7	15	6.1
Восточносибирско-американская	13	5.5	11	6.1	13	5.3
Чукотско-западноамериканская	13	5.5	4	2.2	13	5.3
Евразийская	7	2.9	7	3.9	8	3.3
Чукотско-охотская	8	3.4	3	1.6	8	3.3
Сибирская	6	2.5	6	3.3	7	2.9
Чукотско-американо-западноевразийская	1	0.4	1	0.6	1	0.4
Чукотско-американская	1	0.4	0	0.0	1	0.4
Всего	237	100.0	181	100.0	245	100.0
Арктическая	9	3.8	3	1.7	9	3.7
Метаарктическая	38	16.0	17	9.4	38	15.5
Арктоальпийская	61	25.7	32	17.7	61	24.9
Гипоарктическая	30	12.7	29	16.0	31	12.6
Гипоарктомонтанная	46	19.4	42	23.2	47	19.2
Арктобореальная	40	16.9	41	22.6	41	16.7
Бореальная	12	5.5	16	9.4	18	7.4
Всего	237	100.0	181	100.0	245	100.0

Анализ географических групп, составляющих данную конкретную флору, указывает на большое сходство нашей КФ с аналогичными флорами соседних территорий (ср. Петровский, Плиева, 1986, 1987). Как и большинство флор в полосе контакта лесной и тундровой растительности, наша КФ относится к гипоарктическому широтному типу флор, у которых при относительно высокой роли гипоарктической фракции не наблюдается заметного преобладания видов других фракций. Порядок превалирования долготных групп свидетельствует о несомненном сходстве данной КФ с рядом флор, типичных для западных районов Чукотской флористической провинции, где характерной особенностью является заметная роль восточносибирского элемента. Самобытные и специфические виды во флоре отсутствуют, что можно объяснить влиянием прошлого интенсивного оледенения, свидетельства которого прослеживаются почти повсеместно. Пограничное положение территории КФ и отсутствие своеобразных флористических «индикаторов» (групп видов или отдельных характерных таксонов) во флоре усложняет определение ее биогеографических координат. В связи с этим предпринята попытка уточнить координаты посред-

ством сравнения парциальных флор в пределах территории КФ. Поскольку основным в нашем случае является вопрос о принадлежности флоры лесотундровой территории к системе флор одной из флористических областей (Арктической или Бореальной), вся КФ была расчленена на две парциальные флоры (ПФ) — тундровую и лесную. Лесную ПФ составляют виды, одновременно встречающиеся в лесной и тундровой частях района (ЛТ), и виды, отмеченные только в лесных сообществах (Л). Соответственно лесная ПФ насчитывает ЛТ+Л=173+8=181 вид. В тундровую ПФ включены виды, одновременно встречающиеся в лесной и тундровой частях района (ЛТ), а также виды, отмеченные только в тундровых ландшафтах (Т). В тундровой ПФ насчитывается ЛТ+Т=173+64=237 видов. Уже при количественном сравнении ПФ обращает внимание абсолютное преобладание видов тундровой ПФ, составляющей 97 % всей КФ. К этому следует добавить широкое, почти повсеместное расселение многих из тундровых видов на облесенной части территории. Кроме того, как уже упоминалось, безлесная часть территории по площади заметно превосходит облесенную. Эти обстоятельства дают основание считать район КФ преимущественно тундровым, а доля арктической фракции во флоре позволяет отнести эту КФ к группе флор Арктической флористической области. Долготно-географические спектры КФ и обеих ПФ характеризуют нашу флору как комплекс, достаточно типичный для юго-западной части чукотской флористической провинции, в частности для Анюйского округа этой провинции (Юрцев и др., 1978; Заславская, 1982а).

Сравнительная бедность и неспецифичность данной КФ, связанная прежде всего с позднеледниковой историей изученной территории, по-видимому, является наиболее характерной чертой КФ «Начингачвеем», поскольку флоры некоторых близлежащих частей Илирнейского кряжа отличаются заметным богатством и содержат флористические раритеты (Заславская, 1982б). По существу КФ «Начингачвеем» может быть отнесена к разряду наиболее обедненных (в силу исторических обстоятельств) флор Илирнейского кряжа. Сравнительный анализ флор соседних территорий поможет уточнить причины флористической дифференциации в этом районе Чукотки.

В заключение автор выражает благодарность В. В. Петровскому за консультации и помощь при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская Т. М. Флора тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982а. 23 с. — *Заславская* (*Королева*) *Т. М.* Изучение флоры Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 2, с. 185—195. — *Петровский В. В.*, *Плиева Т. В.* К флоре колымо-анадырского водораздела. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1354—1365. — *Петровский В. В.*, *Плиева Т. В.* О флоре восточной части Анюйского хребта (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 11, с. 1448—1459. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 IX 1987.

УДК 581.9 (470.5) Бот. журн., т. 73, № 5

Т. Е. Дарбаева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОВРАЖНО-БАЛОЧНЫХ СИСТЕМ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛА

T. E. DARBAYEVA. VEGETATION OF GORGE-RAVINE SYSTEMS OF THE BASIN OF THE URAL RIVER MIDDLE COURSE

Использованы данные, полученные автором в результате полевых работ в степной зоне (среднее течение р. Урала). Растительность овражно-балочных систем рассматривается с точки зрения выявления наиболее распространенных и устойчивых сообществ, их расположения по днищу и склонам. Приведены описания некоторых конкретных профилей, которые встречаются в исследуемом районе.

С 1982 по 1985 гг. мы проводили работы по исследованию овражно-балочной системы бассейна среднего течения р. Урала. В задачу входило изучение распределения растительности. Овраги и балки, где наблюдается частое чередование растительных сообществ, особенно удобны для изучения динамики растительности. Для характеристики растительного покрова оврага или балки использованы экологические ряды, они выявлены методом геоботанических профилей. Экологический ряд (Алехин, 1923—1924; Сукачев, 1928) — это набор сообществ, которые отражают комплекс растительных сообществ конкретной балки или оврага, связанный с изменением эдафических и гидрологических условий. Поперечные профили проводили в наиболее типичных балках. На основе геоботанического материала были выявлены сообщества для каждого элемента рельефа (склона или днища), их видовой состав; мы также попытались раскрыть основные направления смен овражно-балочной растительности.

Территория бассейна среднего течения р. Урала относится к заволжско-казахстанской провинции Евразиатской степной области (Лавренко, 1947, 1956, 1970, 1980; Сафронова, 1975).

Северная часть территории лежит в пределах полосы разнотравно-типчаково-ковыльных степей на обыкновенных и южных черноземах. Вся остальная часть исследуемого района расположена в полосе сухих типчаково-ковыльных степей, на темно-каштановых и каштановых почвах. Е. М. Лавренко (1980) в полосе типчаково-ковыльных степей выделяет две полосы 2-го порядка. В северной полосе 2-го порядка господствуют типчаково-ковыльные степи в комплексе с типчаково-ромашниковыми и лерхополынными сообществами на солонцах. В южной полосе — типчаково-ковыльные степи в комплексе с ксерофитноразнотравно-чернополынными и чернополынно-ромашниковыми сообществами на солонцах.

Климатические условия бассейна р. Урала характеризуются резкими контрастами, присущими континентальному климату. Температура июля колеблется в пределах 24—30°, января —34 — —37°. Годовые осадки 340 мм на севере, 164 мм на юге.

К р. Уралу в среднем течении прилегает Общий Сырт. Абсолютные высоты юго-западной части Общего Сырта в пределах 80—150 м (высшая точка — гора Ичка, 254 м). Эта территория представляет собой увалисто-волнистую равнину, рассеченную оврагами, балками и долинами на отдельные возвышения (сырты). Юго-восточная же часть отличается наибольшей высотой (250—300 м) и подвержена более глубокому расчленению (Доскач, 1974). Для южной части Общего Сырта (высота 73—90 м) характерно параллельное расположение балок с большой протяженностью (15—23 км). В юго-восточном районе Общего Сырта по оврагам и балкам встречаются дубовые лески.

Мы рассмотрим растительность балок в юго-восточной части Общего Сырта: Медвежьей и Атамановой (между селами Россыпным и Нижнеозерным Орен-

бургской обл.). В средней части балки Медвежьей был заложен профиль, характеризующий растительность склонов и днища. Он выбран таким образом, чтобы охватить возможно большее разнообразие растительных сообществ на склонах и проследить их основные пространственные смены от прибрежно-водных группировок через вязовый лес к дубовому лесу и к полынковым выпасам.

На рис. 1 четко видно, что на формирование растительности в балке влияет наличие водотока. В юго-восточной части Общего Сырта, в верховьях оврага по днищу обычны роднички, которые постепенно сливаются в ручьи. Устойчивым сообществом по днищу близ ручья является вязовый лес с крапивой (*Ulmus laevis* — $cop._2$, *Urtica dioica* — $cop._1$). Древостой вяза имеет III бонитет, сомкнутость крон 0.7. В травяном покрове господствует *Urtica dioica*, а также представлены *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Bromopsis inermis*. Выше по профилю располагается дубовый лес с господством в травяном покрове чистотела (*Quercus robur* — $cop._2$, *Chelidonium majus* — $cop._1$) на пойменно-луговых почвах; древостой одноярусный, сложен дубом, в качестве небольшой примеси встречается вяз (*Ulmus laevis*). Преобладает дуб III бонитета. Сомкнутость крон 0.7. Подлесок негустой, сомкнутость крон 0.3—0.4. Его образуют *Lonicera tatarica*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus* и реже *Crataegus sanguinea*. Травяной покров очень разреженный и состоит из единичных экземпляров *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea*, *Viola hirta*. Выше бровки балки, на плато, встречаются единичные осины (*Populus tremula*) с крапивой. Рядом с ними произрастают *Rosa pisiformis*, *Rubus caesius*, *Chelidonium majus*. Необходимо отметить, что выпас в балке привел к уплотнению почв днища и отчасти склонов, в связи с выпасом происходит также уничтожение лесной подстилки и изреживается не только травостой, но и всходы и подрост всех древесных пород. Наиболее повышенную часть склона занимают разнотравно-таволожные сообщества с типчаком *Spiraea crenata* ($cop._2$), *Festuca valesiaca* ($cop._1$). Под пологом таволги встречаются *Fragaria vesca* ($cop._2$), *Stellaria holostea* ($cop._1$), *Veronica longifolia* (sol.), *Sanguisorba officinalis* (sol.), *Thymus marschallianus* (sol.). На плато располагаются полынковое (*Artemisia austriaca* ($cop._3$)), сообщество с молочаем (*Euphorbia seguierana* — sp.), с пятнами *Kochia prostrata* (sp.), *Tanacetum achilleifolium* (sol.), *Limonium gmelinii* (sol.). Такие сообщества возникли в результате интенсивного выпаса.

При временных водотоках талых и дождевых вод по дну балки развиваются вторичные донные овраги. На профиле, проведенном в Атамановой балке, устойчивым сообществом на днище и нижних частях склонов балки при временном водотоке является липовый лес ландышевый (*Tilia cordata* ($cop._3$), *Convallaria majalis* ($cop._2$)). Лес этот одноярусный, высота древостоя 15—17 м, общая сомкнутость крон 0.8. В травяном покрове господствует *Convallaria majalis*, а такие виды, как *Aegopodium podagraria* и *Urtica dioica*, встречаются редко. Единичными экземплярами представлены *Viola hirta*, *Chelidonium majus*. Выше по профилю располагается липово-дубовый лес ландышевый (*Quercus robur* — $cop._2$, *Tilia cordata* — $cop._1$, *Convallaria majalis* — $cop._1$) с примесью вяза (*Ulmus laevis*). Высота древостоя 18—20 м. Общая сомкнутость крон 0.7. В травяном покрове отмечены *Convallaria majalis* ($cop._1$), *Polygonatum odoratum* (sp.), *Chelidonium majus* (sol.). Бровку балки и часть склона занимает дубовый лес (*Quercus robur* — $cop._2$), с ландышем (*Convallaria majalis* — $cop._2$). Сомкнутость крон 0.7, высота 20—22 м. Подлесок средней густоты, сомкнутость крон 0.5, состоит из *Frangula alnus*, *Lonicera tatarica*, *Crataegus sanguinea*. В травяном покрове, кроме господствующего *Convallaria majalis*, встречаются *Chelidonium majus* (sp.), *Aristolochia clematitis* (sp.), *Thalictrum minus* (sol.), *Asparagus officinalis* (sol.). Верхнюю часть склона занимают разнотравно-таволожные[1] сообщества, такие же как и на профиле 1.

---

[1] Здесь и далее следует читать таволжные.

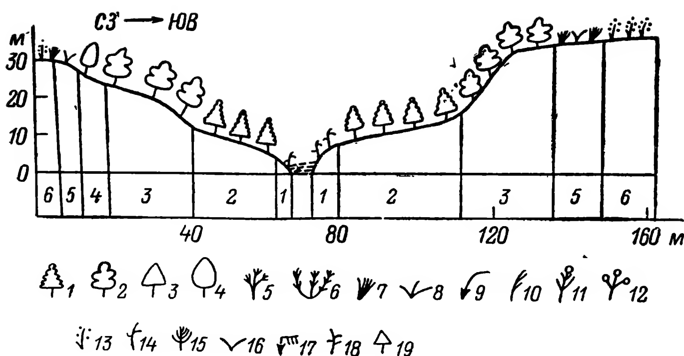


Рис. 1. Распределение растительных сообществ по поперечному профилю в средней части балки Медвежьей.

Сообщества: *1* — прибрежно-водные (*Scirpus sylvaticus*), *2* — вязовый лес крапивный (*Ulmus laevis, Urtica dioica*), *3* — дубовый лес чистотеловый (*Quercus robur, Chelidonium majus*), *4* — осиновый лес крапивный (*Populus tremula, Urtica dioica*), *5* — разнотравно-таволжное сообщество (*Spiraea hypericifolia*), *6* — полынковое (*Artemisia austriaca*) сообщество. Здесь и на рис. 2—5: *1* — *Ulmus laevis*; *2* — *Quercus robur*; *3* — *Betula pendula*; *4* — *Populus* sp.; *5* — *Prunus spinosa, Rhamnus cathartica*; *6* — *Salix* sp.; *7* — *Spiraea hypericifolia*; *8* — разнотравье; *9* — *Stipa pennata*; *10* — *Festuca valesiaca*; *11* — *Amygdalus nana*; *12* — *Rubus caesius*; *13* — *Artemisia lerchiana*; *14* — *Scirpus sylvaticus*; *15* — *Artemisia abrotanum*; *16* — *Elytrigia repens*; *17* — *Stipa capillata*; *18* — *Carex* sp.; *19* — *Artemisia austriaca*.

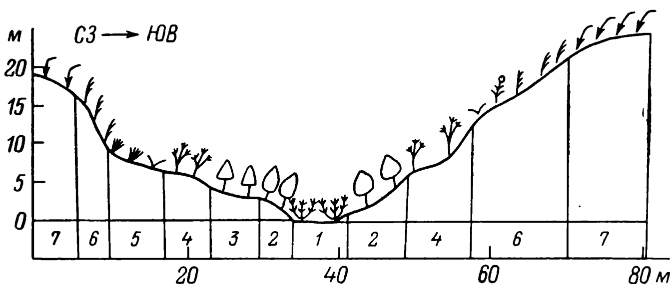


Рис. 2. Распределение растительных сообществ по поперечному профилю в верховьях балки Крутой.

Сообщества: *1* — кустарниковые ивы с осокой (*Salix triandra, Carex melanostachya*), *2* — осиновый лес ежевичный (*Populus tremula, Rubus caesius*), *3* — березовый лес костровый (*Betula pendula, Bromopsis inermis*), *4* — заросли крушины с костром (*Rhamnus cathartica, Bromopsis inermis*), *5* — разнотравно-таволжное сообщество (*Spiraea hypericifolia*), *6* — типчаковое сообщество с бобовником (*Festuca valesiaca, Amygdalus nana*), *7* — ковыльное (*Stipa pennata*).

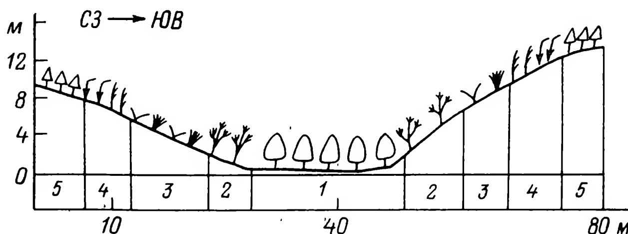


Рис. 3. Распределение растительных сообществ по поперечному профилю в верховьях Безымянной балки.

Сообщества: *1* — осиновый лес крапивный (*Populus tremula, Urtica dioica*), *2* — заросли терна с костром (*Prunus spinosa, Bromopsis inermis*), *3* — разнотравно-таволжное (*Spiraea hypericifolia*), *4* — типчаково-ковыльное (*Stipa capillata, Festuca valesiaca*), *5* — лерхополынное (*Artemisia lerchiana*).

В юго-западной части Общего Сырта профиль 2 (рис. 2) заложен в балке Крутой в полосе сухой типчаково-ковыльной степи (в северной, по Лавренко, полосе 2-го порядка). Наиболее пониженные участки днища балки занимают заросли кустарниковых ив с осокой (*Salix triandra* — $cop._1$, *Carex melanostachya* — $cop._2$). Высота ивы 3 м, ее обвивает *Calystegia sepium*. Выше зарослей ив расположен осиновый лес ежевичный (*Populus tremula* — $cop._2$, *Rubus caesius* — sp.). Высота осин достигает 20—22 м, возраст 35—40 лет. Сомкнутость колеблется от 0.4 до 0.7. В средней части склона встречается березовый лес костровый (*Betula pendula*, *Bromopsis inermis* — sp.). Высота берез 18—20 м, возраст 30—35 лет. В верхней части склона располагаются заросли крушины с костром (*Rhamnus cathartica* — $cop._2$, *Bromopsis inermis* — sp.). Высота крушины достигает 3 м. Травостой негустой (до 50 %) и представлен *Thalictrum minus* (sp.), *Asparagus officinalis* (sp.), *Calamagrostis epigeios* (sol.). Выше по склону встречаются разнотравно-таволожные сообщества, описанные на профиле 1.

Ближе к бровке располагаются типчаковые сообщества (*Festuca valesiaca* — $cop._2$) с бобовником *Amygdalus nana* ($cop._3$). Здесь обычны *Artemisia austriaca*, *Thymus marschallianus*, *Verbascum phoeniceum* и другие степные растения. Следует отметить, что *Amygdalus nana*, спускаясь на днище, образует заросли и в большем или меньшем обилии присутствует почти во всех сообществах склонов этой балки. Ковыльные (*Stipa pennata*) сообщества занимают самые высокие части сыртов, их сохранность по прибалочным склонам можно объяснить тем, что рядом с балкой расположены сельскохозяйственные земли совхоза и выпасаемый скот заходит за среднюю часть балки, а верховья балки почти невыпасаемые.

На профиле 3 (рис. 3) в этой же степи (в южной, по Лавренко, полосе 2-го порядка) распределение растительности в верхней части склонов балок напоминает профиль 2. Нужно обязательно отметить тот факт, что на месте типчаково-ковыльных степей в настоящее время располагаются сельскохозяйственные земли, а те небольшие прибалочные полосы, которые подвергались и подвергаются сильному выпасу, сменились лерхополынными (*Artemisia lerchiana*) сообществами (Иванов, 1958). Увеличилась роль полыней и сорных видов, видовой состав обедняется. Балки в полосе типчаково-ковыльных степей более пологие, чем в полосе разнотравно-типчаково-ковыльных. По днищу балки устойчивым сообществом является осиновый лес с крапивой (*Urtica dioica* — $cop._3$, *Populus tremula* — $cop._2$). Высота осины 20—22 м, сомкнутость крон 0.8. Травостой здесь образован *Urtica dioica* и единичными экземплярами *Bromopsis inermis*, *Heracleum sibiricum*, *Solanum dulcamara*, *Artemisia vulgaris*. У подножия склона находятся заросли терна с костром (*Prunus spinosa* — $cop._2$, *Bromopsis inermis* sp.). Терн высотой 3 м, образует непроходимые густые заросли, среди которых встречаются *Bromopsis inermis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Melica nutans*. Несколько выше по профилю расположены разнотравно-таволожные сообщества, сходные с теми, которые встречались в профилях 1 и 2. На верхних частях склона доминирует ковыль (*Stipa capillata*). Характерными видами выступают *Festuca valesiaca*, *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Phlomis pungens*. Из сорных растений встречаются *Thlaspi arvense*, *Carduus uncinatus*, *Chorispora tenella*. Выше по профилю на плато располагаются лерхополынные выпасы, сменившие здесь типчаково-ковыльные степи. В лерхополынниках кроме *Artemisia lerchiana* характерны такие виды, как *Kochia prostrata*, *Ceratocarpus arenarius*, *Bassia sedoides*, *Tanacetum achilleifolium*.

В южной полосе сухих типчаково-ковыльных степей, в южном районе Общего Сырта, где абсолютные высоты 73—90 м, балки пологие, и формируемые здесь сообщества отличаются более простым строением. Наиболее типичны такие балки, в которых днище занято зарослями шиповника (*Rosa pisiformis*), терна (*Prunus spinosa*), реже крушины (*Rhamnus cathartica*). Для склонов ха-

рактерны степные кустарники (*Spiraea hypericifolia*, *Amygdalus nana*, *Caragana frutex*) с обильным разнотравьем (*Agropyron fragile*, *Bromopsis inermis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Lavatera thuringiaca*, *Nepeta pannonica*, *Tanacetum vulgare* и др.). В верхних частях склонов чаще встречаются типчаково-ковыльные (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*), ковыльно-полынковые (*Artemisia austriaca*, *Stipa capillata*), лерхополынные (*Artemisia lerchiana*) сообщества.

Как уже отмечалось, при составлении экологических рядов для склонов и днищ оврагов и балок по поперечным профилям было взято направление от водотока (временного или постоянного) к наиболее высокой части плато. Другое направление смен растительных сообществ — по продольному профилю (днищу) действующих оврагов от верховьев до конуса выноса, выходящего к р. Уралу. При построении такого ряда выделялись наиболее распространенные сообщества днища. Так, в полосе типчаково-ковыльных степей, у пос. Аксуат был заложен продольный профиль по днищу оврага (рис. 4). Высокую часть плато занимают ковыльные сообщества (*Stipa capillata* — cop.$_1$) с типчаком *Festuca valesiaca* (sp.). Ниже по профилю располагаются разнотравно-таволожные сообщества, сходные с одноименными в профилях 1 и 2. Нижнюю часть занимают лерхополынные сообщества на сильновыпасаемых участках, где и происходит образование оврага. В его формировании ведущая роль принадлежит размыву склона донным потоком, протекающим по днищу во время ливней или весеннего снеготаяния. Постоянно происходит осыпание склона, и уже через некоторое расстояние (в 2—3 м от верховьев оврага) можно встретить одиночные сорные виды: *Xanthium strumarium*, *Artemisia absinthium*, *Bassia sedoides*. Для днища оврага характерны более высокое увлажнение, отложение аллювия, что способствует появлению луговой растительности; здесь можно выделить очень небольшие участки-фрагменты сообществ: разнотравно-вейниковые, костровые, пырейные. Площадь их невелика, так как постоянно происходит интенсивное разрушение склонов донного оврага. Постепенно днище расширяется, и одним из первых растений на днище появляется *Artemisia abrotanum* (sp.), вместе с которой характерны *Tanacetum achilleifolium*, *Elytrigia repens*, *Petasites spurius*. На днище поселяется *Rubus caesius* (cop.$_1$), образующий иногда густые заросли. Вслед за поселением ежевики часто по днищу встречается *Chamaecytisus borysthenicus* (sp.), рядом произрастают *Elaeagnus angustifolia* (sol.) и *Ulmus pumila* (sol.); они поселились здесь, так как овраг расположен в 400 м от лесополосы, сложенной из этих же видов. В средней части оврага, у подошвы, на восточном склоне произрастает *Malus sylvestris*, под пологом которого можно встретить *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare*, *Fragaria vesca*. Здесь же по днищу встречаются кустарниковые ивы с осокой (*Salix caprea* — cop.$_1$, *Carex riparia* — sp.). Высота ивы 3 м, с приближением к границе с осокорником число ив увеличивается.

Во время половодья вода из р. Урала заходит в овраг и иногда стоит более 20 дн; это усиливает процессы эрозии крутых восточных склонов, а также влияет на формирование растительности днища и склонов оврага. На суглинистых пойменно-слоистых почвах произрастает осокоревый лес пырейный (*Populus nigra* — cop.$_1$, *Elytrigia repens*) и ветловой лес с чередой (*Salix alba* — cop.$_2$, *Bidens tripartita* — cop.$_2$), с сорными видами (*Sonchus arvensis*, *Solanum dulcamara*, *Xantium strumarium*). Высота *Populus* и *Salix* достигает 15 м. Сомкнутость крон 0.5—0.6. Травостой с проективным покрытием 20—30 %. Кроме доминирующих видов, встречаются единично *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia vulgaris*, *Urtica dioica*. Произрастание по дну и склонам таких видов, как *Artemisia abrotanum*, *Cynoglossum officinale*, *Verbascum orientale*, *Solanum dulcamara*, *Cannabis ruderalis*, *Polygonum aviculare* и других, вероятно, можно объяснить тем, что рядом с оврагом находятся фермы и сенобаза колхоза Амангельды (Теректинский р-н Уральской обл.).

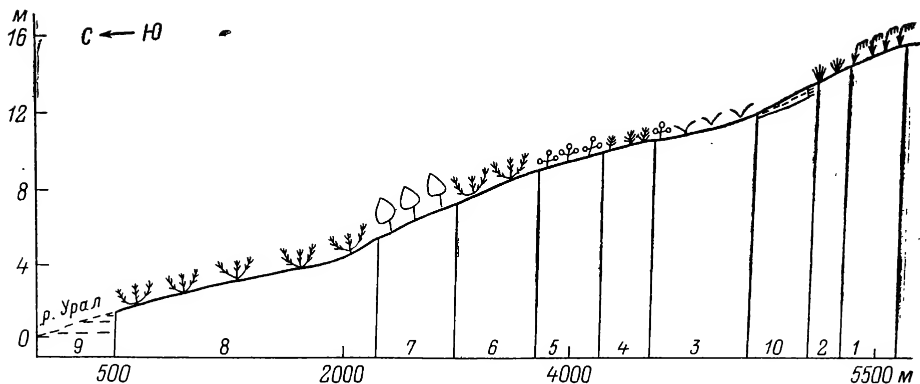


Рис. 4. Распределение растительных сообществ по продольному профилю в овраге у с. Аксуат.

Сообщества: *1* — ковыльное (*Stipa capillata*), *2* — лерхополынное (*Artemisia lerchiana*), *3* — пырейное (*Elytrigia repens*), *4* — ежевично-полынночилижное (*Rubus caesius*, *Artemisia abrotanum*), *5* — ежевичное (*Rubus caesius*), *6* — кустарниковые ивы с осокой (*Salix caprea*, *Carex riparia*), *7* — осокоревый лес пырейный (*Populus niger*, *Elytrigia repens*), *8* — ветловый лес с чередой (*Salix alba*, *Bidens tripartita*), *9* — р. Урал, *10* — овраг.

Совсем другой облик имеет растительный покров продольного профиля в балке Абышсай (Каменский р-н Уральской обл.) (рис. 5). Конус выноса выходит в Чижинские разливы. Балка подпружена для нужд сельского хозяйства на конусе выноса, поэтому вода стоит в ней почти все лето. В наиболее пониженных местах формируется осоковое сообщество (*Carex melanostachya* — cop.$_3$) с дербенником *Lythrum virgatum* (sp.). Это сообщество занимает днище балки и представляет собой мезофильный луг. Разнотравье весьма малочисленно, ближе к подошве растут *Artemisia vulgaris*, *Inula britannica*, а рядом с осокой — *Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*. Несколько выше располагаются кустарниковые ивы с осокой (*Salix triandra* — cop.$_2$, *Carex melanostachya* — cop.$_1$). Высота ивы от 2 до 3 м. Выше по профилю распространен осиновый

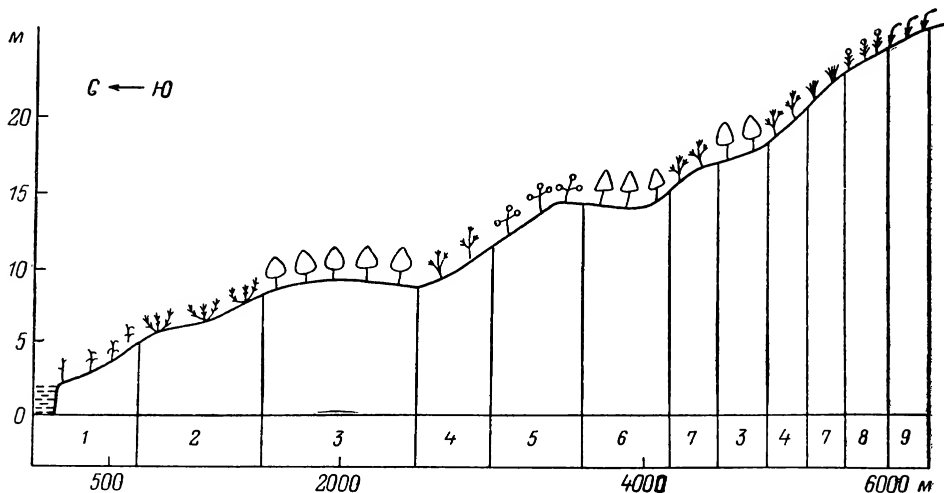


Рис. 5. Распределение растительных сообществ по продольному профилю балки Абышсай.

Сообщества: *1* — осоковое (*Carex melanostachya*), *2* — кустарниковые ивы с осокой (*Salix triandra*, *Carex melanostachya*), *3* — осиновый лес крапивный (*Populus tremula*, *Urtica dioica*), *4* — заросли терна (*Prunus spinosa*), *5* — разнотравно-ежевичное сообщество (*Rubus caesius*, *Calamagrostis epigeios*), *6* — березовый лес с бересклетом и хвощом (*Betula pendula*, *Euonymus verrucosa*, *Equisetum hyemale*), *7* — разнотравно-таволжное сообщество (*Spiraea hypericifolia*, *Achillea millefolium*), *8* — бобовниковое (*Amygdalus nana*), *9* — ковыльное (*Stipa pennata*).

лес с крапивой, схожий с таким же лесом на профиле 3. Он сменяется на повышенных местах зарослями терна *Prunus spinosa* (cop.$_1$) с костром *Bromopsis inermis* (sp.). Более высокую часть занимают заросли *Rubus caesius* (cop.$_2$) с доминированием *Calamagrostis epigeios* (cop.$_2$) и участием *Vicia cracca* (sp.), *Lathyrus tuberosus* (sp.), *Thalictrum minus* (sp.). Выше по днищу распространен березовый лес с бересклетом и хвощем (*Betula pendula* — cop.$_2$, *Euonymus verrucosa* — sp., *Equisetum hyemale* — sp.). Березы достигают 15 м выс., сомкнутость крон 0.6. Кустарниковый ярус представлен *Euonymus verrucosa* и в небольшом количестве *Rosa pisiformis*, *Crataegus sanguinea*. Среди трав, кроме доминанта (*Equisetum hyemale*), единично встречаются *Adenophora lilifolia*, *Chamaerion angustifolium*. Выше по профилю располагается осиновый лес ежевичный с крапивой (*Populus tremula* — cop.$_3$, *Rubus caesius* — cop.$_1$, *Urtica dioica* — cop.$_2$). Высота осины 18 м, сомкнутость крон 0.7. В подлеске — *Rosa pisiformis* (sp.), *Rhamnus cathartica* (sol.), реже *Lonicera tatarica* (sol.). Выше по продольному профилю днища располагаются заросли терна, которые сменяются разнотравно-таволожными, а еще выше бобовниковыми (*Amygdalus nana*) сообществами. Самую высокую часть сырта занимают ковыльные (*Stipa pennata*) сообщества, уже описанные на профиле 2.

Сравнение данных, полученных нами, с литературными источниками позволяет судить об изменениях, происшедших в растительном покрове бассейна среднего течения р. Урала. Так, в междуречье Волги и Урала на водоразделах почти полностью уничтожены дубы (Иванов, 1948; Худяков, 1952), они сохранились лишь единично по склонам балки Нариман (около пос. Беленький Каменского р-на Уральской обл.).

В результате распашек значительно сократились площади степей. Ковыльные сообщества встречаются лишь только около лесополос по склонам оврагов и балок, ширина прибалочных полос от 200 до 400 м. На месте этих степей теперь сельскохозяйственные земли. По всем склонам балок широко распространены сорные виды, внедрившиеся в результате бессистемного и интенсивного многолетнего выпаса. Под влиянием выпаса типчаково-ковыльные степи сменяются лерхополынными сообществами, которые являются вторичными образованиями (Ларин, 1927). При перевыпасе происходит исчезновение не только злаков, но также выпадение из состава разнотравья таких видов, как *Melilotus albus*, *Lathyrus tuberosus*, *Medicago falcata*, *Asparagus officinalis*, *Filipendula vulgaris* (Иванов, 1958). В связи с выпасом, особенно в верхних частях склонов, возрастает сухость местообитания, эти части склона интенсивнее прогреваются, ухудшаются условия водоснабжения, связанные с изменением свойств почвы. Талые и дождевые воды стекают вниз по склону, не впитываясь в почву. Эти процессы в совокупности приводят к ксерофитизации растительности в верхних частях склона.

На основании описаний профилей в исследуемом районе можно выделить несколько рядов смен растительных сообществ по поперечному профилю балок.

1. В полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей в балках при наличии постоянного водотока прослеживается ряд: вязовый лес крапивный (*Ulmus laevus*, *Urtica dioica*), дубовый лес чистотеловый (*Quercus robus*, *Chelidonium majus*), осиновый лес крапивный (*Populus tremula*, *Urtica dioica*), типчаково-таволожное сообщество (*Spiraea crenata*, *Festuca valesiaca*), лерхополынное сообщество (*Artemisia lerchiana*) на месте ковыльных степей.

2. Для этой же полосы, но при отсутствии водотока в балках наблюдается ряд: липовый лес ландышевый (*Tilia cordata*, *Convallaria majalis*), липово-дубовый лес ландышевый (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Convallaria majalis*), дубовый лес ландышевый (*Quercus robur*, *Convallaria majalis*), типчаково-таволожные сообщества (*Spiraea crenata*, *Festuca valesiaca*).

3. Для полосы типчаково-ковыльных степей отмечен ряд: кустарниковые ивы с осокой (*Salix triandra*, *Carex melanostachya*), осиновый лес крапивный

(*Populus tremula*, *Urtica dioica*), березовый лес костровый (*Betula pendula*, *Bromopsis inermis*), заросли крушины (*Rhamnus cathartica*), заросли таволги с разнотравьем (*Spiraea hypericifolia*), бобовниковое сообщество (*Amygdalus nana*), типчаково-ковыльное сообщество (*Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*), ковыльное сообщество (*Stipa pennata*).

4. В этой же полосе выделен ряд: осиновый лес крапивный (*Populus tremula*, *Urtica dioica*), заросли терна с костром (*Prunus spinosa*, *Bromopsis inermis*), заросли таволги с разнотравьем (*Spiraea crenata*), типчаково-ковыльное сообщество (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*), лерхополынное сообщество (*Artemisia lerchiana*) на месте ковыльных степей.

5. В южной полосе сухих типчаково-ковыльных степей формируется такой экологический ряд: заросли шиповника (*Rosa pisiformis*) с разнотравьем, разнотравно-бобовниковые сообщества (*Amygdalus nana*), ковыльно-полынковые (*Stipa capillata*, *Artemisia austriaca*), полынковые (*Artemisia austriaca*).

6. В полосе типчаково-ковыльных степей по продольному профилю (у с. Аксуат) от верховьев до конуса выноса развивается следующий ряд растительных сообществ: пырейное (*Elytrigia repens*), разнотравно-костровое (*Bromopsis inermis*, *Galium verum*), разнотравно-ежевично-чилижнополынное сообщество (*Artemisia abrotanum*, *Rubus caesius*), кустарниковые ивы с осокой (*Salix caprea*, *Carex riparia*), осокоревый лес с пыреем (*Populus tremula*, *Elytrigia repens*), ветловый лес с чередой (*Salix alba*, *Bidens tripartita*).

7. В этой же полосе по продольному профилю балки Абышсай от конуса выноса до ее верховьев прослеживается такой ряд сообществ: осоковое сообщество (*Carex melanostachya*), кустарниковые ивы с осокой (*Salix triandra*, *Carex melanostachya*), осиновый лес крапивный (*Populus tremula*, *Urtica dioica*), заросли терна с разнотравьем (*Prunus spinosa*), ежевично-разнотравное сообщество (*Rubus caesius*, *Calamagrostis epigeios*), березовый лес с бересклетом и хвощом (*Betula pendula*, *Euonymus verrucosa*, *Equisetum hyemale*), заросли таволги (*Spiraea hypericifolia*), заросли бобовника (*Amygdalus nana*), разнотравно-ковыльное сообщество (*Stipa pennata*).

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 32, вып. 1, 2, 1923—1924, с. 99—111. — *Доскач А. Г.* Русская равнина. — В кн.: Равнины европейской части СССР. М.: Наука, 1974, с. 70—235. — *Иванов В. В.* Из материалов к флоре Юго-Востока. — Бот. журн., 1948, т. 33, № 3, с. 527—532. — *Иванов В. В.* Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 288 с. — *Лавренко Е. М.* Евразиатская степная область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 95—110. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—665. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 5, с. 609—625. — *Лавренко Е. М.* Характеристика степей как типа растительности. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 203—272. — *Ларин И. В.* Растительные зоны средней части Уральской губернии. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1927, т. 12, с. 12. — *Сафронова И. Н.* О зональном разделении растительного покрова междуречья Волга—Урал. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 6, с. 823—831. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества — введение в фитосоциологию. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Худяков И. И.* К вопросу о происхождении и распространении древесно-кустарниковой растительности в Нижнем Заволжье. — Уч. зап. Сарат. ун-та, 1952, т. 34, с. 109—127. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Уральский педагогический институт.

Получено 26 IV 1986.

УДК 581.11 : 581.55 : 582.475.2 : 634.948 Бот. журн., т. 73, № 5

В. И. Абражко

ВОДНЫЙ СТРЕСС В СООБЩЕСТВАХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПРИ ИЗБЫТОЧНОМ УВЛАЖНЕНИИ

V. I. ABRAZHKO. WATER STRESS IN THE COMMUNITIES OF SPRUCE FORESTS UNDER THE EXCESS OF MOISTENING

Рассматриваются адаптивные нормы реакций одного из главных эдификаторов коренных сообществ восточноевропейской тайги — *Picea abies*, — сопутствующих видов кустарничков и трав на критические условия избытка влаги. Продолжительное затопление и анаэробиозис почвы могут служить одной из причин флуктуационной изменчивости в структуре нижних ярусов субклимаксовых сообществ, разрушения эдифицирующих древостоев ели и экзоэкодинамических смен в сфагновых ельниках.

Положительный баланс влаги в физико-географических условиях восточноевропейской тайги является одним из основных факторов формирования устойчивых коренных сообществ еловых лесов. Однако диапазоны пространственно-временной изменчивости увлажнения таежных экотопов весьма значительны. Они включают в себя также критические ситуации как дефицита, так и избытка влаги. Это существенным образом отражается на флористическом составе, структуре и пространственном распределении сообществ еловых лесов в границах локальных территорий и конкретных местообитаний.

В связи с вышесказанным возникает необходимость изучения и оценки адаптивных норм реакций и пределов толерантности главного эдификатора — ели европейской *Picea abies*, — сопутствующих видов кустарничков и трав на различные режимы увлажнения экотопов, их способности переносить критические условия водного стресса и удерживать свои ценотические позиции в составе коренных сообществ.

Настоящее сообщение логически связано с нашей предыдущей публикацией (Абражко, 1988), где рассмотрены реакции субклимаксовых сообществ еловых лесов на водный стресс в засуху. В данной статье мы пытаемся проследить реакции тех же сообществ на критические условия продолжительного затопления почвы в периоды повышенного атмосферного увлажнения.

Многолетние исследования осуществляли в относительно разновозрастных сообществах ельников Центральнолесного биосферного государственного заповедника — Piceetum tilioso-asperulosum, P. myrtilloso-oxalidosum, P. sphagnoso-myrtillosum, P. myrtilloso-eriophoroso-sphagnosum.[1] По флористическому составу, строению, положению в рельефе сообщества этих типов наиболее типичны и широко представлены в структуре лесного покрова Русской равнины. По мере нарастания избыточного увлажнения в ряду изученных сообществ происходят уменьшение видового богатства, смена доминантов нижних ярусов, снижение их продуктивности (Сукачев, 1931; Карпов, 1969; Структура и продуктивность . . ., 1973; Орлов и др., 1974, и др.).

Условный показатель увлажнения — гидротермический коэффициент (ГТК) — изученной территории достаточно высок и составляет около 1.8. Однако, как показали наблюдения (табл. 1), ГТК в отдельные сезоны вегетации может существенно варьировать, отражая погодичную динамику режимов почвенного увлажнения.

Водный дефицит охвоенных побегов определяли путем их насыщения дистиллированной водой в пробирках в течение суток и выражали в процентах от содержания воды в побегах после их насыщения. Измерения сосущей силы

[1] Детальная характеристика объектов и методика исследований приведены в книге «Факторы регуляции экосистем еловых лесов» (1983).

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячная температура воздуха, осадки и гидротермические коэффициенты в периоды засухи (1939 г.) и избыточного увлажнения (1980 г.)

Месяц	Температура, °С		Осадки, мм		Гидротермический коэффициент	
	1939	1980	1939	1980	1939	1980
Июнь	15.3	15.9	24.9	41.3	0.54	0.87
Июль	18.4	15.5	56.8	129.1	1.00	2.69
Август	17.5	13.3	3.8	203.2	0.07	4.93
Сентябрь	6.9	9.5	25.1	57.2	(1.21)	(2.01)
Среднее	14.6	13.6	—	—	0.71	2.63

Примечание. Цифры в скобках — за дни с температурой выше 10 °С.

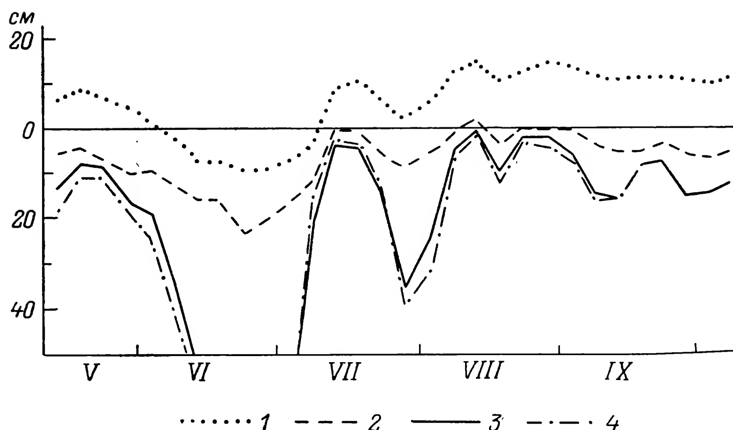
хвои проводили компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петинов, 1948). О водоудерживающей способности побегов судили по потерям воды в эксикаторах над концентрированным раствором хлористого магния в течение суток. Осмотическое давление клеточного сока хвои определяли криоскопическим методом, а содержание азота в хвое — по методу Кьельдаля (Аринушкина, 1961).

В условиях таежных экотопов периоды повышенного атмосферного увлажнения сопровождаются существенным подъемом уровня почвенно-грунтовых вод, увеличением продолжительности подтопления корнеобитаемого слоя, ухудшением аэрации и обеспеченности растений элементами минерального питания, подавлением активности почвенных беспозвоночных и микроорганизмов и др. (Пьявченко, Кощеев, 1953; Веретенников, 1968; Вомперский, 1968; Орлов, 1983а, б; Абражко, 1986, и др.). При этом нормы реакций фитоценозов на периоды избыточного увлажнения существенно изменяются в зависимости от локальных почвенно-гидрологических условий местообитаний, структуры и типа сообществ, интенсивности и продолжительности затопления и др.

Такие периоды с повышенным количеством осадков были в 1976—1984 гг. Наиболее критические ситуации складывались в заболоченном ельнике чернично-пушицево-сфагновом. Сообщества этого типа испытывают постоянное подтопление корнеобитаемого слоя даже в годы, обычные по увлажнению, особенно в весенний период.

Избыток воды в почве опосредованно влияет на состояние корней главным образом вследствие недостатка или отсутствия в ней кислорода, необходимого для их аэробного дыхания. Данные определений (Абражко, 1973) свидетельствуют о крайне низкой концентрации кислорода в почвенной воде ельника чернично-пушицево-сфагнового, совершенно недостаточной для нормальной жизнедеятельности корней ели. Даже после выпадения осадков, обогащенных кислородом, его содержание в воде, как правило, не превышает 0.5 мг/л, а через несколько дней после дождей он практически уже отсутствует. По данным исследований А. Я. Орлова (1966а), в результате снижения концентрации кислорода в воде до 1.5—2 мг/л рост корней деревьев прекращается, а полутора—двухмесячное затопление приводит к полному отмиранию корней ели (Орлов, 1966б). Особенно опасно летнее затопление в период активной вегетации растений.

Недостаточная аэрация и анаэробиозис в ельниках сфагновой группы типов приводят к концентрации корней ели в самом верхнем слое почвы (0—10 см). Но это не гарантирует их от массового повреждения и отмирания, когда верховодка затапливает и этот слой. После непродолжительных затоплений и спада



Динамика уровня почвенно-грунтовых вод в 1980 г. по пентадам.

По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — глубина почвы. *Горизонтальная линия* (0) — поверхность почвы, *1* — ельник чернично-пушицево-сфагновый, *2* — сфагново-черничный, *3* — чернично-кисличный, *4* — липняково-ясменниковый.

верховодки обычно наблюдаются энергичная регенерация и рост корневых окончаний.

Наиболее неблагоприятный по режиму подтопления был вегетационный период 1980 г., когда за июнь—сентябрь выпало 431 мм осадков, ГТК составил 2.63 (табл. 1). Эти показатели оказались в 4 раза выше, чем в засушливый период 1939 г. Если в обычные годы продолжительность затопления в ельнике чернично-пушицево-сфагновом на глубине 10 см составляла около 20 % (Абражко, 1973), то в 1980 г. полное затопление корнеобитаемого слоя продолжалось в течение 76 % от периода вегетации (см. рисунок). Уже в середине июля на затопленных участках вследствие почти полного отсутствия кислорода в воде наблюдалось хорошо выраженное побурение корневых окончаний, постепенно перешедшее в их массовое отмирание. В то же время в почве незатопленных повышений происходила активная регенерация корней ели. Перераспределение корней в горизонтальном направлении в результате постоянной их регенерации в почве выровненных участков при спаде верховодки и освоении повышений нанорельефа в период затопления требует большой массы пластических веществ, что ведет к сокращению прироста надземных частей деревьев, ослаблению их жизненного состояния. Одновременно с повреждением корневых окончаний у многих деревьев и подроста отмечено пожелтение и побурение хвои, вначале в основном 4-летней и более старшего возраста, а затем и более молодой. Повреждение и осыпание хвои происходили у различных деревьев очень неравномерно, в зависимости от степени их повреждения и состояния.

Повреждению деревьев и разрушению древостоя ели в сообществе ельника чернично-пушицево-сфагнового в результате затопления в 1980 г. сопутствовали и другие взаимосвязанные причины. Во-первых, регенерация корней у деревьев и некоторое увеличение их концентрации в относительно небольшом объеме почвы повышений с очень ограниченными водно-пищевыми ресурсами оказались малоэффективными из-за увеличения напряженности корневой конкуренции в этих эконишах. Во-вторых, деревья ели уже были ослаблены вследствие периодического подтопления корнеобитаемого слоя в предшествующие годы с повышенным атмосферным увлажнением. В-третьих, в вегетационный период 1980 г. преобладала пасмурная погода с низкой освещенностью, что очевидно уменьшало фотосинтетическую деятельность хвои и накопление органических веществ, в первую очередь столь необходимых для восстановления жизненно важных функциональных органов: всасывающего корневого

ТАБЛИЦА 2

Показатели водного режима ели в сообществе ельника чернично-пушицево-сфагнового в период затопления (27—28 VIII 1980)

Категория деревьев	Возраст хвои, лет	Водный дефицит, %		Сосущая сила хвои, атм	Потеря воды побегами над раствором хлористого магния (% от общего содержания воды)		Осмотическое давление клеточного сока хвои, атм		Содержание азота в хвое (% от абсолютно сухого веса)
		а	б	а	а	б	а	б	
Неповрежденные	1	5.4	3.6—6.8	10.4	14.2	13.8—14.9	21.7	20.6—23.0	0.84
	2	11.0	8.8—12.2	22.7	23.8	23.1—25.0	21.8	20.6—23.1	0.85
	3	17.9	15.4—22.1	25.6	23.3	22.5—24.4	22.7	21.5—25.2	—
Поврежденные	1	30.2	5.9—50.6	30.3	26.2	18.4—40.2	28.6	23.6—33.5	0.56
	2	31.9	20.8—38.7	36.0	34.6	28.8—45.2	32.7	26.2—39.6	0.59
	3	32.2	21.1—38.7	38.5	35.1	29.5—46.1	34.7	27.3—42.1	—

Примечание. *а* — среднее значение, *б* — диапазон изменчивости.

и ассимиляционного аппаратов. В-четвертых, вследствие продолжительного подтопления произошло резкое ухудшение минерального питания деревьев, концентрация азота в хвое упала до критически низкого уровня, недостаточного для обеспечения ее нормальной жизнедеятельности (табл. 2). Наконец, многие ослабленные деревья были поражены короедами, в основном Ips typographus L. и Pityogenes chalcographus L. В августе произошло массовое отмирание этих деревьев.

У поврежденных деревьев с заметным побурением хвои в нижней части крон, местами пораженных короедами, в верхней части крон с еще сохранившейся зеленой хвоей 1—3-го годов наблюдалось существенное нарушение водоснабжения (табл. 2). Об этом свидетельствует сильное отклонение характеристик водного режима от оптимальных значений, особенно в хвое текущего года. Величины водного дефицита выше 30 % ясно свидетельствуют, что видимый фотосинтез в хвое фактически уже отсутствует (Абражко и др., 1983). Понятно, что при сильном снижении водоудерживающей способности побегов в условиях резкого сокращения всасывающей поверхности корней и существенного ограничения поступления воды в кроны поддержание необходимого уровня водоснабжения хвои становится крайне затруднительным, что и способствует дальнейшему росту водного стресса у деревьев. Действительно, большинство таких деревьев отмерло уже в 1980 г.

В то же время значительная часть деревьев оставалась еще неповрежденной. Существенных нарушений водного баланса у этих деревьев не было обнаружено (табл. 2), хотя хвоя старше 4—5 лет к концу вегетационного сезона у них фактически полностью осыпалась. Однако продолжающееся затопление корнеобитаемого слоя в мае—июне 1981 г. вызвало новую волну отмирания ели всех возрастных генераций и полное разрушение древостоя.

Таким образом, выясняется, что водный стресс у ели при избыточном увлажнении имеет специфические особенности и по своим механизмам существенно отличается от такового в засуху (Абражко, 1988). В частности, одни и те же величины водного дефицита хвои в 30—35 % оказались для деревьев в засуху менее опасными, чем в периоды сильного затопления почвы. Дело в том, что водный стресс после засухи прекращается с выпадением осадков. Хотя и несколько поврежденный, но сохранившийся всасывающий аппарат корней обеспечивает поглощение влаги из почвы и водоснабжение крон деревьев. В случае же затопления почвы и массового отмирания корней возникает иная

и более сложная ситуация, обусловленная уже взаимосвязанными причинами внутреннего характера водного стресса. Так, и после снижения верховодки за пределы корнеобитаемого слоя и наступления благоприятных условий (например, в июле 1981 г.) сильно ослабленные деревья ели уже не могли улучшить свое жизненное состояние. Главной причиной этого по-прежнему оставалось сильное подавление и прекращение фотосинтеза вследствие сохраняющегося высокого водного дефицита хвои, хотя характеристики ее водного режима и не достигали еще сублетальных значений. Отсутствие новых пластических веществ не дает возможности очень ослабленным деревьям восстановить свой всасывающий корневой аппарат. Положение усугубилось существенным нарушением минерального питания деревьев, поселением на них короедов и прочим, что ускорило отмирание ели и распад древостоя. Таким образом, цепь взаимообусловленных причинных связей, характеризующих отмирание ели, можно представить в следующем виде: продолжительное затопление почвы—нарушение аэрации в корнеобитаемом слое, анаэробиоз—отмирание всасывающих корневых окончаний—уменьшение подачи воды в кроны—рост водного дефицита в хвое—подавление и прекращение фотосинтеза, частичное осыпание хвои старшего возраста—отсутствие пластических веществ для восстановления всасывающего аппарата корней—исключение возможности улучшения водоснабжения, дальнейшее развитие водного стресса—осыпание хвои последних лет и отмирание деревьев. Главным звеном в цепи этих связей становится, по-видимому, нарушение и прекращение продукционного процесса и тесно связанное с ним отсутствие возможности регенерации корневых систем. Такое состояние наступает гораздо раньше достижения сублетальных значений водного дефицита в хвое и тем самым косвенно сокращает адаптационную возможность ели выдерживать более высокий водный стресс в ассимиляционном аппарате, как это наблюдается в засуху.

Продолжительное затопление почвы в ельнике чернично-пушицево-сфагновом в 1980 г. вызвало повреждение и отмирание корней также у *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. Вследствие этого у сосны отмечалось раннее пожелтение и частичное осыпание хвои 3—4-го годов. Еще более заметно было преждевременное пожелтение и осыпание листьев у березы. Уже в конце августа у многих деревьев опало до 60—80 % листьев, чего в другие годы никогда не наблюдалось. Однако отмирание сосны и березы не произошло. Эти виды обладают более совершенными механизмами устойчивости к затоплению и лучше переносят неблагоприятные условия аэрации почвы (Орлов, 1966б). В отличие от ели деревьям сосны и березы оказалось достаточным использование повышений нанорельефа для перенесения критических условий затопления.

У черники в этот период отмечались массовое повреждение (появление многочисленных бурых пятен различной величины), покраснение листьев и их преждевременное осыпание. Такая реакция, по-видимому, связана не только с эффектами затопления, но и с неблагоприятными погодными условиями текущего сезона.

Сублетальных характеристик водного режима у видов травяно-кустарничкового яруса обнаружено не было.

В результате распада елового древостоя существенных изменений в видовом составе сообщества ельника чернично-пушицево-сфагнового не произошло. Оказывается, на границе своего синэкологического ареала ель в значительной степени уже утрачивает эдификаторные позиции. В этом типе сообществ существует жесткий экотопический контроль, во многом определяющий и подбор видов, приспособленных к весьма специфическим неблагоприятным условиям почвенно-грунтовой среды. Выпадение ели из состава сообщества способствовало усилению позиций болотных видов. Заметно расширились синузиальные группировки с участием *Eriophorum vaginatum*, *Oxicoccus palustris*, разрастаются *Sphagnum girgensohnii*, *S. magellanicum*, занимая небольшие повышения

и валеж. Внедрения новых видов в состав нарушенного сообщества отмечено не было.

Критическая ситуация в результате продолжительного подтопления корнеобитаемого слоя складывалась и в ельнике сфагново-черничном. У деревьев и подроста ели также отмечались массовое повреждение и отмирание корневых окончаний, частичное осыпание побуревшей хвои. Специальные наблюдения показали, что в августе 1980 г. активных корневых окончаний ели было всего 30—35 %, а в начале периода вегетации 1981 г. их количество сократилось до 15 % (Абражко, 1986). Вследствие этого отдельные деревья отмирали, но разрушения древостоя не произошло. Существенных перестроек в структуре нижних ярусов не отмечено.

Весьма примечательно, что в специальных опытах с бореальными видами трав (Патриевская, 1983), несмотря на благоприятные условия минерального питания и pH почвы, в результате продолжительного подтопления произошло массовое отмирание этих растений. Ясно, что наряду с другими факторами (конкуренция со стороны деревьев, недостаток важнейших элементов минерального питания, высокая кислотность почвы и др.) неблагоприятный режим подтопления и недостаточная аэрация почвы служат одним из основных факторов, ограничивающих инвазию новых видов в состав сообществ этого типа.

Избыточное атмосферное увлажнение вызвало подъем верховодки и в сообществах высокопродуктивных систем (см. рисунок). Однако подтопление корнеобитаемого слоя здесь было, конечно, не столь значительным и продолжительным, чем в сфагновых ельниках. Кроме того, верховодка, затапливающая верхние горизонты в этих типах сообществ, содержит, как правило, значительное количество кислорода (2.6—7.5 мг/л). При продолжительном затоплении аэрация нижней части корнеобитаемого слоя нарушается. Корневые окончания ели страдают от недостатка кислорода и часто отмирают, но их доля от общей массы невелика. Наблюдалось отмирание отдельных ослабленных деревьев; в целом структура древесного яруса существенно не нарушалась. Более значительное косвенное влияние оказывает избыточное увлажнение почв на повышение опасности ветровалов и вывалов деревьев и древостоев, особенно в ельниках приручейных.

Преобладание пасмурной дождливой погоды с пониженной температурой в сезоны вегетации с избыточным увлажнением вызывает у растений заметное угнетение, снижение продуктивности, массовое повреждение листьев и преждевременное их опадание. Это наблюдалось у многих видов трав, кустарничков, кустарников и деревьев (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Circaea alpina*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris phegopteris*, *Milium effusum*, *Cinna latifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и многие другие).

Такая реакция на продолжительное подтопление корнеобитаемого слоя хорошо прослеживалась у растений в сообществах приручейных ельников (*Crepis paludosa*, *Filipendula denudata*, *Pulmonaria obscura*, *Polystichum braunii*, *Thelypteris phegopteris*, *Tilia cordata*, *Padus avium* и др.). Более устойчивыми к затоплению оказались такие влаголюбивые виды, как *Cirsium oleraceum*, *Viola palustris*, *Mercurialis perennis*, *Equisetum palustre*, *Geum rivale*, *Athyrium filix-femina* и некоторые другие.

Циклы повторяющихся сезонов избыточного увлажнения могут вызывать заметные изменения в синузиальной структуре нижних ярусов. Так, в сообществе ельника липняково-ясменникового в небольших микропонижениях фактически выпали все растения и в первую очередь такие, как *Lamiastrum galeobdolon*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*. В них начинают поселяться *Sphagnum squarrosum*, влаголюбивые мхи, иногда *Stellaria nemorum*. Около вывалов в местах с нарушением под-

стилки разрастается *Stellaria nemorum*, на почвенном субстрате вывалов — *Impatiens noli-tangere*, *Rubus idaeus*, *Oxalis acetosella* и некоторые другие.

Заметные перестройки в структуре нижних ярусов отмечались и в сообществе ельника чернично-кисличного. Повышение увлажнения верхнего слоя почвы здесь сопровождалось обильным разрастанием *Sphagnum girgensohnii*, присутствие которого ранее было четко ограничено лишь очень небольшими хорошо выраженными микропонижениями. С 1976—1977 гг. площадь, занимаемая этим видом, увеличилась в несколько раз. В некоторых местах мощность очеса вновь появившегося сфагнума за последние годы достигла 7—10 см. Разрастание *S. girgensohnii* сопровождается вытеснением *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Rubus saxatilis*. Особенно обильно он разрастается в местах изреживания древостоя, где потребление влаги корнями деревьев из верхнего слоя почвы существенно снижается. *Vaccinium myrtillus* к наступлению сфагнума более устойчив, а *Linnaea borealis* увеличивает свое обилие, разрастаясь часто по поверхности сфагнума. В новых синузиях *S. girgensohnii* успешно разрастается *Polytrichum commune*, зачастую вытесняя сфагнум.

Таким образом, периоды избыточного атмосферного и почвенного увлажнения могут вызывать существенные изменения в составе и синузиальной структуре субклимаксовых сообществ еловых лесов. Для каждого типа этих систем реакции на избыточное увлажнение носят специфический характер, обусловленный как синэкологическим составом видов, так и особенностями режимов увлажнения экотопов. Как и в засуху (Абражко, 1988), они во многом опосредованы и реализуются через перестройку системы связей и взаимодействий между елью и сопутствующими видами кустарничков, трав и мхов. Виды субклимаксовых сообществ по своим нормам реакций на продолжительное затопление почвы и нарушение аэрации корнеобитаемого слоя очень дифференцированы. Естественно, что наиболее устойчивыми к избыточному увлажнению оказались виды болотной экологии в сообществах сфагновых ельников, где особенно значительны экотопические ограничения фактора влаги и ель наиболее сильно страдает от затопления почвы.

В циклы лет с повышенным атмосферным увлажнением изменения в составе и структуре сообществ могут выходить за пределы флуктуационных колебаний и вследствие разрушения эдифицирующих древостоев ели сопровождаться экзоэкодинамическими сменами сообществ.

Ясно, что возможности формирования устойчивых коренных сообществ еловых лесов во многом определяются толерантностью главного эдификатора — ели европейской — к режимам увлажнения таежных экотопов, ее способностью переносить водный стресс не только в периоды засух (Абражко, 1988), но при длительном затоплении почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И. Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины. — Бот. журн., 1988, т. 73, № 4, с. 563—573. — *Абражко В. И., Катрушенко И. В., Трескин П. П.* О связи между CO_2 газообменом и водным режимом. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 213—216. — *Абражко М. А.* О почвенно-грунтовых факторах, определяющих рост и физиологические функции сосущих и ростовых корней ели. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 191—204. — *Абражко М. А.* Влияние азотных удобрений на изменение массы и фракционный состав корней ели. — Лесоведение, 1986, № 6, с. 75—80. — *Аринушкина Е. В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1961. 491 с. — *Веретенников А. В.* Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве. М.: Наука, 1968. 216 с. — *Вомперский С. Э.* Биологические основы эффективности лесоосушения. М.: Наука, 1968. 312 с. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Максимов Н. А., Петинов Н. С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра. — ДАН АН СССР, 1948, т. 62, № 4, с. 537—540. — *Орлов А. Я.* Влияние избытка влаги и других

почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. — В кн.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. М.: Наука, 1966а, с. 5—56. — *Орлов А. Я.* Рост и жизнедеятельность сосны, ели и березы в условиях затопления корневых систем. — В кн.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. М.: Наука, 1966б, с. 112—154. — *Орлов А. Я.* Влияние переувлажнения почв сплошных вырубок на подрост ели. — Лесоведение, 1983а, № 2, с. 11—20. — *Орлов А. Я.* Зависимость содержания азота в хвое подроста ели на вырубках от аэрации почв. — Лесоведение, 1983б, № 3, с. 47—54. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А.* Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с. — *Патриевская Г. Ф.* Эксперименты с бореальными и неморальными видами трав в ельнике сфагново-черничном. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 225—231. — *Пьявченко Н. И., Кощеев А. Л.* Вымочки леса и меры борьбы с ними. — Лесн. хоз-во, 1953, № 10, с. 25—29. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 312 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.: Госиздат, 1931. 327 с. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.715 : 581.41

А. В. Паланов

О НОВОМ ВИДЕ РОДА *PSEUDOSEDUM* (*CRASSULACEAE*)

A. V. PALANOV. ON A NEW SPECIES OF THE GENUS *PSEUDOSEDUM* (*CRASSULACEAE*)

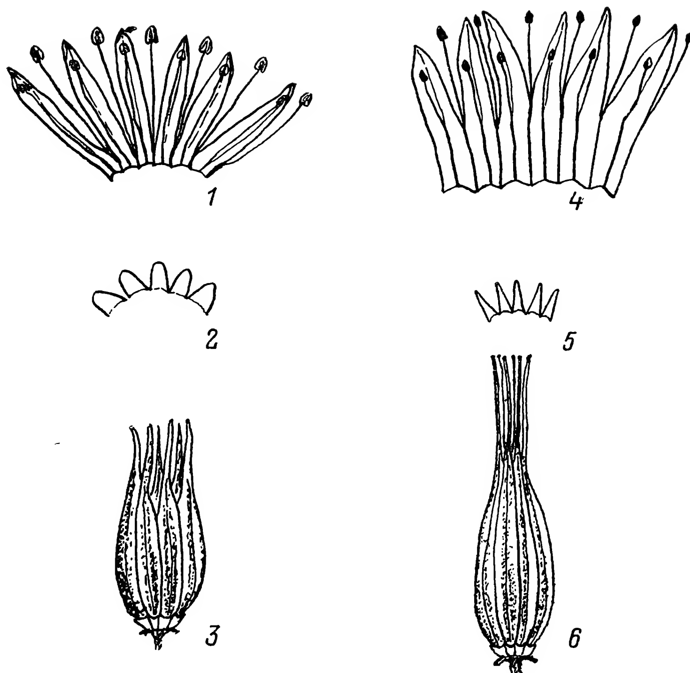
Приводятся описание, рисунки, сведения о местонахождении нового для науки вида *Pseudosedum kamelinii* с гор Средней Азии. Дается его сравнительная с *P. longidentatum* характеристика.

В июле 1987 г. во время экспедиции на Шугнанском хр. (Западный Памир) мы нашли растения рода *Pseudosedum* (Boiss.) Berger, имеющие расчлененный венчик. Эти растения, по нашим наблюдениям, имеют и ряд других морфологических отличий от *Plongidentatum* Boriss., распространенного, по данным А. Г. Борисовой (1939, 1975), в горах Тянь-Шаня и Западного Памиро-Алая. Отличия оказались достаточными для выделения указанного растения в качестве нового вида рода *Pseudosedum* (см. рисунок), которое названо нами *Pseudosedum kamelinii* Palanov в честь Р. В. Камелина, который первым в гербарии отметил своеобразие растения (сборы Кинзикаевой и Шибковой), достигающее видового ранга. Ниже приводятся описание нового вида и его сравнительная характеристика с *P. longidentatum*.

Pseudosedum kamelinii Palanov sp. nov. — Herba perennis. Radices numerosae tuberiformiter vel rapiformiter incrassatae, ad 5 mm in diam. Caudex ad 1 cm longys superne squamulis triangularibus obsitus. Caules 1—2, 15—30 cm alti, ascendentes. Folia linearia 10—12 mm longa, ca. 1 mm lata, subtus excavata. Inflorescentia corymbosa 2—3 cm longa, rhachidibus ordinum omnium sparse foliatis. Bracteae ad 2 mm longae anguste lineares obtusae. Flores 9—10 mm longi pedicellis ca. 1 mm longis. Calyx corolla triplo brevior 2.5—3 mm longus, in lacinias obtusas oblongo-triangulares ad basin partitus. Corolla rosea (sicca hyalina vel pallide violacea), petalis 5—6 anguste lanceolatis acutis basi ad 2 mm connatis. Stamina 10—12, quorum 5—6 interpetala, basi filanentorum marginibus petalorum connata, reliqua petalis opposita, eis sub breviora, filamentis ad tuentem petalis ad nata, antheris late ovatis ad 0.5 mm atro-violaces. Gynoeceum e carpellis 5—6 sessilibus liberis, stylis, longis, corollae aequilongis coronatis formatum. Nectaria sacculiformia parva basi ovariorum sita, ea sinqulatim amplectentia. Fructus follicularis. Semina parva ca. 0.5 longa, oblonga, obtusa. Fl. VI—VII. Fr. VIII—IX.

T y p u s: Pamir Occidentalis, jugum Schugnanicum, angustiae Sangou-Dara 3500 m s.m. ad declivia ad orientem exposita, in solo argulloso, 8 VIII 1987, A. Palanov (LE).

P a r a t y p i: RSS Tadzhikistania, declivia borealia jugi Darvazici, loca ripae Zaroko sinistrae ad jacentia, adversus pagum Chavdak, in arboreto-fruticetis, 9 IX 1966, N 1576, Kinzikaeva, Schibkova; in viciniis horti opp. Chorog, 2400 m s. m., 5 VII 1966, V. V. Pissjaukova; jugum Ruschanicum, angustiae Badzu, 3200 m s. m., 25 VI 1983, V. V. Pissjaukova; jugum Ruschanicum 3500 m s. m., 28 VII 1987, Palanov.



Строение генеративных органов *Pseudosedum kamelinii* (*1—3*) и *P. longidentatum* (*4—6*).
1, *4* — венчик; *2*, *5* — чашелистики; *3*, *6* — плод.

A f f i n i t a s. Species nostra *P. longidentatum* Boriss. affinis est, a quo sepalis triangularibus obtusis (nec oblongis acutis), corolla fere choripetala (nec campanulata), folliculis corollae aequilongis, sed liberis (nec connatis), rostris patentibus crassis (nec erectis filiformibus) differt.

Многолетнее травянистое растение. Корни многочисленные, до 5 мм в диаметре, с клубневидными и редькообразными утолщениями. Каудекс до 1 см дл., с мелкими треугольной формы чешуйками в его верхней части. Стебли в числе 1—2, 15—30 см выс., приподнимающиеся. Листья линейные, 10—12 мм дл., около 1 мм шир., с нижней стороны желобовидные. Соцветие щитковидное, 2—3 см дл., с редко расположенными листьями на осях всех порядков. Прицветники до 2 мм длины, узколинейные, тупые. Цветки 9—10 мм дл. на цветоножках около 1 мм. Чашечка в 3 раза короче венчика, 2.5—3 мм дл., до основания разделенная на продолговато-треугольные тупые доли. Венчик розовый (сухой бесцветный или бледно-фиолетовый), с 5—6 узколанцетными, острыми, немного (до 2 мм) сросшимися у основания лепестками. Тычинок 10—12, из них 5—6 расположены между лепестками, основания их нитей срастаются с краями лепестков; тычинки супротивные лепесткам, едва короче их, прирастают нитями к лепесткам в нижней трети их длины. Пыльники широкояйцевидные, до 0.5 мм дл., темно-фиолетовые. Гинецей из 5—6 сидячих, свободных плодолистиков, с длинными столбиками, равными венчику. Нектарники кармановидные, мелкие, располагаются в основании завязей, охватывая каждую из них. Плод листовка. Семена мелкие, около 0.5 мм, продолговатые, тупые. Цв. VI—VII. Пл. VIII—IX.

Т и п: Западный Памир, Шугнанский хр., ущелье Сангоу-Дара на высоте 3500 м над ур. м., по склонам восточной экспозиции на глинистой почве, 8 VIII 1987, А. Паланов (LE).

П а р а т и п ы: Таджикистан, северные склоны Дарвазского хр., левобережье Зароко, напротив кишлака Хавдак, в зарослях древесно-кустарниковой растительности, 9 VI 1966, № 1576, Кинзикаева и Шибкова; окрестности ботанического сада г. Хорог, на высоте 2900 м над ур. м., 5 VII 1966, В. В. Письяукова; Рушанский хр., ущелье Баджу, высота 3200 м над ур. м., 25 VI 1983, В. В. Письяукова; Рушанский хр., высота 3500 м над ур. м., 28 VII 1987, Паланов.

Р о д с т в о. Новый вид близок к *P. longidentatum*, но в отличие от него имеет тупые треугольные (а не острые продолговатые) чашелистики. Венчик почти раздельнолепестный (а не колокольчиковидный). Листовки, как у *P. longidentatum*, равны венчику, но свободные (а не сросшиеся), носики отклоненные толстые (а не прямостоячие нитевидные).

Автор выражает благодарность А. В. Денгубенко за помощь в организации полевых работ.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. Семейство Толстянковые. — Флора СССР. Т. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 11—113. — *Борисова А. Г.* Семейство Толстянковые. — Флора Таджикской ССР. Т. 4. Л.: Наука, 1975, с. 228—257.

Ленинградский педагогический институт.

Получено 10 XII 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 (597)

Л. В. Аверьянов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV. NEW AND RARE SPECIES OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN VIETNAMESE FLORA

Указаны новые местонахождения для 137 видов орхидных на территории СРВ. Для Вьетнама 29 видов отмечено впервые.

В работе приводятся местонахождения новых и редких видов орхидных во флоре Вьетнама, выявленные при определении образцов, собранных советскими и вьетнамскими ботаниками преимущественно в 1982—1986 гг. во время совместных экспедиций по двустороннему проекту «Флора Вьетнама» (обозначаемому в гербарных этикетках индексом LX-VN с соответствующим номером). Также нами определены и использованы в работе гербарии разных коллекторов последних лет с территории СРВ, найденные в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Национального центра научных исследований СРВ в г. Ханое (HN) и Ханойского университета (UHN).

При указании местонахождений видов текст гербарных этикеток (приводящийся на языке оригинала) максимально сокращен и включает в соответствующем порядке следующую информацию: местонахождение, дату, номер, фамилию или обозначение коллектора, индекс гербария, в котором хранится данный образец. Для каждого вида местонахождения указываются в хронологическом порядке. Названия видов, отмеченных для Вьетнама впервые, приводятся со звездочкой.

Acampe ochracea (Lindl.) Hochr.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 06.04.1987 N 785 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN), N 908 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°01′N, 103°26′E). 10.04.1987 N 1086 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Acampe rigida (Buch.-Ham. ex J. E. Smith) P. F. Hunt.

Prov. Quang Ninh, Ha Long. 22.02.1965 N 5177 sine coll. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 07.12.1985 N NOT 2662 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN); Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 06.04.1987 N 888 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Acanthephippium striatum Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat, Lang biang. 16.04.1984 N 1664 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 09.06.1985 N 2325 LX-VN. (LE, HN), N 2355 LX-VN. (LE, HN).

Acriopsis indica Wight.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2215 LX-VN. (LE, HN).

Aerides falcata Lindl.

Sine loc. 1981 N 0/12 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai.

12.05.1985 N 1906 LX-VN. (LE, HN); Prov. Kien Giang, Hou Thom (9°58′ N, 104°01′ E). 12.04.1987 N 1272 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Aerides odorata Lour.

Prov. Binh Tri Thien, Phu Loc. 14.08.1981 N 10 sine coll. (LE, HN); sine loc. 1984 N 0/14 LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1837 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1980 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2138 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Tan Lap. 29.05.1985 N 2311 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 21.04.1986 N NT 1932 Thin, Binh, Cham, Loc, Thuoc. (LE, UHN).

**Agrostophyllum brevipes* King et Pantl.

Sine loc. 1983 N 0/201, 0/202, 0/203 LX-VN. (LE).

Anoectochilus setaceus Blume.

Пров. Хоангльеншон, лес близ Шапа. 29.10.1960 N 773 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao, Nui Rung Rinh. 01.04.1984 N 1356 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2204 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2382 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Kon Ha Nung. 18.12.1985 N 2858 LX-VN. (LE, HN).

Anthogonium gracile Wall. ex Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat. 31.10.1984 N 161 Nguyen Tien Hiep. (LE, HN).

Apostasia odorata Blume.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2368 LX-VN. (LE, HN).

Arundina chinensis Blume.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1966 LX-VN. (LE, HN); Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Ta De, Kham. Due. 11.07.1986 N 2851 LX-VN. (LE, HN).

Arundina graminifolia (D. Don) Hochr.

Пров. Хоангльеншон, между Шапа и Лаокай. 30.10.1960 N 879 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi vang. 28.12.1982 N 1014 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2223 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 12.06.1985 N 2373 LX-VN. (LE, HN); Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Cau Xoi. 12.07.1986 N 2886 LX-VN. (LE, HN).

Ascocentrum rubescens (Rolfe) P. F. Hunt.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1524 LX-VN. (LE).

Bulbophyllum affine Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2285 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum blepharistes* Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2140 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum careyanum (Hook.) Spreng.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2103 LX-VN. (LE, VN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2218 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2288 LX-VN. (LE, HN), N 2294 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum carunculaelabrum* Carr.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2258 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum concinnum Hook. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 25.07.1978 N 708 Vo van Chi. (HN).

**Bulbophyllum dayanum* Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2286 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum delitescens Hance.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1814 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum dhaninivatii* Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2112 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum elassonotum* Summerhayes.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2109 LX-VN. (LE, HN), 12.12.1985 N 2463 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum emarginatum (Finet) J. J. Smith.

Пров. Каоланг, окр. Ланг-шон. 27.10.1960 N 622 А. Л. Тахтаджян. (LE); Пров. Хоангльеншон, лес билз Шапа. 29.10.1960 N 747 А. Л. Тахтаджян. (LE).

**Bulbophyllum fischeri* Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1983 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2362 LX-VN. (LE, HN), N 2371 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum frostii Summerhayes.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1981 N 625 LX-VN. (LE, HN), 13.05.1985 N 1951 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum guttulatum* Wall. ex Hook. f.

Prov. Ha Tuyen, Dong Van. 11.08.1977 N 62 K. Dao. (HN).

Bulbophyllum hirtum (J. E. Smith) Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 28.12.1982 N 975 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum. 1984 N 0/138 LX-VN. (LE).

**Bulbophyllum kanburiense* Seidenf.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 28.12.1982 N 973 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum lemniscatoides Rolfe.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2143 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum luanii Tixier ex Guillaum.

Prov. Lam Dong, Lang bian. 16.04.1984 N 1547 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum odoratissimum (J. E. Smith) Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 31.04.1984 N 1316 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2205 LX-VN. (LE, HN).

Bulbophyllum picturatum (Lodd.) Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1982 LX-VN. (LE, HN), 16.05.1985 N 2000 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2055 LX-VN. (LE, HN), 18.05.1985 N 2084 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 06.12.1985 N NOT 2623 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN); Prov. Gialai-Kontum. 1985 N 0/205 LX-VN. (LE).

Bulbophyllum reptans (Lindl.) Lindl.

Sine loc. 08.12.1964 N 2685 sine coll. (HN).

Bulbophyllum retusiusculum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 12.12.1985 N 0/25 LX-VN. (LE).

Bulbophyllum rufinum Reichenb. f.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 07.04.1987 N 943 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°01′ N, 103°26′ E). 10.04.1987 N 1087 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Bulbophyllum sessile (Koenig) J. J. Smith.

Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°01′ N, 103°26′ E). 10.04.1987 N 1042a Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE), N 1047 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Bulbophyllum stenobulbon Par. et Reichenb. f.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 31.04.1984 N 1317 LX-VN. (LE, HN), 09.06.1985 N 2328 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1828 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2361 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum taeniophyllum* Par. et Reichenb. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 25.10.1971 N 712 sine coll. (HN); Prov.

Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1813 LX-VN. (LE, HN), N 1832 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1985 N 0/69 LX-VN. (LE).

***Bulbophyllum tiagii* Chauhan.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2100 LX-VN. (LE, HN).

**Bulbophyllum xylophyllum* Par. et Reichenb. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1833 LX-VN. (LE, HN).

**Calanthe alismaefolia* Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 09.07.1971 N 514 Xom Bong, Khoi-Tron. (HN), 25.07.1971 N 709 sine coll. (HN), 11.12.1971 N 1319 Bong. (HN).

Calanthe angusta Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 10.07.1971 N 525 Xom Bong, Trom Khoi. (HN); Prov. Binh Tri Thien, Nam Dong. 31.08.1980 N 847 Ng thi Nhan. (HN).

Calanthe cardioglossa Schlechter.

Prov. Lam Dong, Dalat. 05.01.1980 N 721 Ng. Hien. (HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Datala. 21.12.1982 N 1116 LX-VN. (LE, HN).

**Calanthe herbacea* Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1820 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.05.1985 N 2366 LX-VN. (LE, HN).

**Calanthe lyroglossa* Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Bao Loc, Loc Lam. 05.01.1983 N 1222 LX-VN. (LE, HN).

**Calanthe rubens* Ridl.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 03.04.1987 N 846 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Calanthe succedanea* Gagnep.

Prov. Lam Dong. Dalat, 1983 sine N LX-VN. (LE).

Calanthe triplicata (Willemet) Ames.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 10.07.1971 N 525 X. Bong, Trom-Khoi. (HN), 12.07.1971 N 537 X. Bong, Dak Trom. (HN), 16.07.1971 N 664 X. Men, Trong-Dat. (HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Prenn. 11.04.1984 N 1423 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1820 LX-VN. (LE, HN); Hai Phong, Cat Ba. 18.12.1986 N 3186 LX-VN. (LE, HN), 21.12.1986 N 3333 LX-VN. (LE, HN), N 3339 LX-VN. (LE, HN); Prov. Quang Ninh, Ba Mun (21°05′ N, 107°35′ E). 21.03.1987 N 156 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Cephalantheropsis gracilis (Lindl.) S. Y. Hu.

Пров. Каоланг, Ланг-шоне, Лунг-Лунг. 21.10.1960 N 405 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao, Nui Rung Rinh. 01.04.1984 N 1361 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2364 LX-VN. (LE, HN).

**Ceratostylis himalaica* Hook. f.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 31.03.1984 N 1315 LX-VN. (LE, HN), 09.06.1985 N 2321 LX-VN. (LE, HN), 13.06.1985 N 2390 LX-VN. (LE, HN).

Ceratostylis radiata J. J. Smith.

Prov. Lam Dong, Lang bian. 16.04.1984 N 1555 LX-VN. (LE, HN).

Ceratostylis siamensis Rolfe ex Downie.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1984 N 0/95, 0/142 LX-VN. (LE).

**Cheirostylis chinensis* Rolfe.

Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 25.12.1986 N 3426 LX-VN. (LE, HN).

Cleisostoma birmanicum (Schlechter) Garay.

Sine loc. 1983 N 0/262 LX-VN. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 1985 N 0/307 LX-VN. (LE); sine loc. 1985 N 0/226 LX-VN. (LE).

**Cleisostoma discolor* Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2057 LX-VN. (LE, HN), 18.05.1985 N 2074 LX-VN. (LE, HN).

Cleisostoma duplicilobum (J. J. Smith) Garay.

Dac Mil. 20.05.1979 N 322 Ban. (LE, HN); sine loc. 1981 N 0/51, 28, 0/49, 27 LX-VN. (LE).

Cleisostoma fuerstenbergianum Kraenzl.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Tan Lap. 29.05.1985 N 2312 LX-VN. (LE, HN).

Cleisostoma rostratum (Lindl.) Garay.

Пров. Каоланг, 30 км от Ланг-шона. 22.10.1960 N 450 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 21.04.1986 N NT 1933 Thin, Binh, Chan, Loc, Thuoc. (LE, UHN).

Cleisostoma striatum (Reichenb. f.) Garay.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 12.07.1971 N 657 Tran Hop. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1816 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1985 N 2005 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 13.06.1985 N 2391 LX-VN. (LE, HN).

Coelogyne assamica Linden et Reichenb. f.

Sine loc. 1984 N 0/63 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2104 LX-VN. (LE, HN).

Coelogyne eberhardtii Gagnep.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/135 LX-VN. (LE).

Coelogyne fimbriata Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1830 LX-VN. (LE, HN), N 1831 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 09.06.1985 N 2324 LX-VN. (LE, HN), 12.06.1985 N 2377 LX-VN. (LE, HN).

Coelogyne lentiginosa Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2103 LX-VN. (LE, HN).

**Coelogyne rigida* Par. et Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Dakgley. 22.03.1978 N 195 Ban. (LE, HN).

Coelogyne stricta (D. Don) Schlechter.

Prov. Lam Dong, Lang biang. 16.04.1984 N 1556 LX-VN. (LE, HN).

Coelogyne viscosa Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2101 LX-VN. (LE, HN), 12.12.1985 sine N LX-VN. (LE).

Collabium chinense (Rolfe) Tang et Chen.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 09.06.1985 N 2323 LX-VN. (LE, HN).

Corymborkis veratrifolia (Reinw.) Blume.

Prov. Hoang Lien Son, Dan Khao. 21.12.1964 N 3178 sine coll. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 18.03.1971 N 147 Kien. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 10.12.1985 N NOT 2765 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 21.12.1986 N 3340 LX-VN. (LE, HN).

Cryptostylis arachnites (Blume) Hassk.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang canh. 25.11.1978 N 757 Phuong. (HN).

Cymbidium aloifolium (L.) Sw.

Пров. Хоа-Бинь, район Мок-Тяу. 01.05.1963 N 121956 Yu tu Tien, Н. А. Аврорин. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1985 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Tan Lap. 29.05.1985 N 2313 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 12.12.1985 sine N LX-VN. (LE); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 18.12.1986 N 3265 LX-VN. (LE, HN), 21.12.1986 N 3336 LX-VN. (LE, HN); Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 03.04.1987 N 843 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Cymbidium atropurpureum* (Lindl.) Rolfe.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang-canh. 27.05.1985 N 2267 LX-VN. (LE, HN).

Cymbidium dayanum Reichenb. f.

Sine loc. 1983 N 0/157 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 13.05.1985 N 1950 LX-VN. (LE, HN), 19.05.1985 N 2001 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2354 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Kon Ha Nung. 18.12.1985 sine N LX-VN. (LE); Prov. Quang

Ninh, Ba Mun (21°05′ N, 107°35′ E). 21.03.1987 N 191 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Cymbidium ensifolium (L.) Sw.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy, 25.05.1985 N 2221 LX-VN. (LE, HN).

Cymbidium insigne Rolfe.

Пров. Хоангльеншон, вдоль дороги близ Шапа. 28.10.1960 N 733 А. Л. Тахтаджян. (LE); sine loc. 21.03.1978 N 187 Ban. (LE, HN).

Cymbidium lancifolium Hook.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1577 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1826 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2290 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2372 LX-VN. (LE, HN).

Cymbidium sinense (Jacks.) Willd.

Sine loc. 1983 N 0/132 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1985 N 2016 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1985 N 0/136 LX-VN. (LE).

Dendrobium acinaciforme Roxb.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1799 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 13.05.1985 N 1949 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2281 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang — Kon Ha Nung. 18.12.1985 N 0/56 LX-VN. (LE); Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Lang Hoi. 16.07.1986 N 3030 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium aduncum Wall. ex Lindl.

Пров. Каоланг, 30 км от Ланг-шона. 22.10.1960 N 474 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 22.05.1985 N 1819 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium aphyllum (Roxb.) C. E. C. Fischer.

Sine loc. 1981 sine N LX-VN. (LE); sine loc. 05.06.1985 N 0/254 LX-VN. (LE).

Dendrobium bellatulum Rolfe.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2214 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2282 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium bilobulatum Seidenf.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/205 LX-VN. (LE).

Dendrobium crumenatum Sw.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Tan Lap. 29.05.1985 N 2310 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium crystallinum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Pleiku. 22.05.1985 N 2146 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium dentatum Seidenf.

Sine loc. 1983 N 0/251 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2260 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 20.09.1985 N P 5653 Loc, Binh, Chan, Vhuy. (LE, UHN).

Dendrobium devonianum Paxt.

Prov. Gialai-Kontum. 1985 N 0/220 LX-VN. (LE).

Dendrobium ellipsophyllum Tang et Wang.

Sine loc. 1981 N 0/2 LX-VN. (LE); sine loc. 1983 N 0/181 LX-VN (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1972 LX-VN. (LE, HN), N 1973 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong—Tan Lap. 15.12.1985 N 0/43 LX-VN. (LE).

Dendrobium exile Schlechter.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/185 LX-VN. (LE).

Dendrobium farmeri Paxt.

Prov. Tuyen Quang (Ha Tuyen), Huong Lap. 12.06.1961 N 1516 Trung. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2106 LX-VN. (LE,

HN), 22.05.1985 N 2139 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2211 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium faulhaberianum Schlechter.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2063 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2210 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum. 1985 N 0/110 LX-VN. (LE).

Dendrobium gratiosissimum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum. 1985 sine N LX-VN. (LE).

Dendrobium hercoglossum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1976 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1985 N 0/323 LX-VN. (LE); Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Lang Hoi. 16.07.1985 N 3028 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium indivisum (Blume) Miq. var. lampangense Rolfe ex Downie.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2212 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium lindleyi Steud.

Sine loc. 1981 sine N LX-VN. (LE); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 07.12.1985 N NOT 2650 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN).

Dendrobium linguella Reichenb. f.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 13.06.1985 N 2389 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium lomatochilum Seidenf.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 28.12.1982 N 971 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1983 N 0/269 LX-VN. (LE); Prov. Lam Dong, Don Duong. 13. 04.1984 N 1533 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium longicornu Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao Nui Rung Rinh. 01.04.1984 N 1395 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2367 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium nobile Lindl.

Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Cau Xoi. 12.07.1986 sine N LX-VN. (LE).

Dendrobium ochraceum De Wildem.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang—Kon Ha Nung. 18.12.1985 N 0/61 LX-VN. (LE).

Dendrobium pachyglossum Par. et Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2207 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 12.12.1985 N 0/24 LX-VN. (LE).

Dendrobium parciflorum Reichenb. f. ex Lindl.

Sine loc. 1983 sine N LX-VN. (LE).

Dendrobium parcum Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1531 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1984 N 0/62, 0/91 LX-VN. (LE).

Dendrobium parishii Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2068 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium podagragia Hook. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2066 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium pseudotenellum Guillaum.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong. 14.12.1985 N 0/44 LX-VN. (LE).

Dendrobium salaccense (Blume) Lindl.

Пров. Нгетинь, 5 км к юго-востоку от Винь-Линь. 14.10.1960, N 238 А. Л. Тахтаджян. (LE).

Dendrobium sociale J. J. Smith.

Prov. Lam Dong, Datala, Dalat. 12.04.1984 N 1454 LX-VN. (LE, HN), N 1473 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium terminale Par. et Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2060 LX-VN. (LE, HN).

**Dendrobium tetrodon* Reichenb. f. ex Lindl.

Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°01′ N, 103°26′ E). 10.04.1987 N 1027 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Dendrobium truncatum* Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1985 N 2007 LX-VN. (LE).

**Dendrobium unicum* Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2213 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium virgineum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2222 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2296 LX-VN. (LE, HN).

**Dendrobium wardianum* Warner.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1812 LX-VN. (LE, HN).

Dendrobium williamsonii Day et Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1595 LX-VN. (LE, HN).

Epigeneium amplum (Lindl.) Summerhayes.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1605 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1984 N 0/89 LX-VN. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2378 LX-VN. (LE, HN).

Epigeneium chapaense Gagnep.

Пров. Каоланг, окр. Ланг-шон. 27.10.1960 N 621 А. Л. Тахтаджян. (LE); пров. Хоангльеншон, лес близ Шапа. 29.10.1960 N 761 А. Л. Тахтаджян. (LE); пров. Хоангльеншон, между Шапа и Лао-Кай. 30.10.1960 N 888 А. Л. Тахтаджян. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 31.03.1984 N 1317 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2263 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2287 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 09.06.1985 N 2327 LX-VN. (LE, HN), 12.06.1985 N 2360 LX-VN. (LE, HN).

**Epipactis flava* Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Dakchoong. 22.03.1978 N 228 Ng. Hun. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1975 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2275 LX-VN. (LE, HN).

Eria acervata Lindl.

Prov. Lam Dong, Duong. 13.04.1984 N 1525 LX-VN. (LE, HN), N 1542 LX-VN. (HN).

Eria amica Reichenb. f.

Prov. Ha Tuyen, Pho Cao. 12.08.1977 N 77 K. Dao. (HN); sine loc. 1983 N 0/236 LX-VN. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 1984 N 0/81 LX-VN. (LE).

Eria apertifolia Summerhayes.

Sine loc. 1981 N 0/6, 1 LX-VN. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2374 LX-VN. (LE, HN).

**Eria bambusifolia* Lindl.

Prov. Lai Chau. sine dt. N 8418 sine coll. (HN).

Eria biflora Griff.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1604 LX-VN. (LE, HN).

Eria bipunctata Lindl.

Sine loc. 1983 N 0/231, 0/250 LX-VN. (LE).

Eria corneri Reichenb. f.

Пров. Каоланг, Ланг-шоне, урочище Лунг-Лунг. 21.10.1960 N 387 А. Л. Тахтаджян. (LE); sine loc. 1983 N 0/3 LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1822 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 15.12.1985 N NOT 2968 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN); Prov. Hoang Lien Son, Chapa. sine dt. N 3386 sine coll. (LE, HN); Prov. Lang Son, Dong Mo. sine dt. N 3386 sine coll. (LE, HN).

Eria coronaria (Lindl.) Reichenb. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1815 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2369 LX-VN. (LE, HN).

Eria discolor Lindl.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1534 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2265 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 14.12.1985 sine N LX-VN. (LE).

Eria eriopsidobulbon Par. et Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1526 LX-VN. (LE, HN), N 1542 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1600 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Lang biang. 16.04.1984 N 1552 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2264 LX-VN. (LE, HN).

Eria floribunda Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat. 05.05.1980 N 27 sine coll. (HN); sine loc. 1984 N 0/128 LX-VN. (LE).

Eria globifera Rolfe.

Sine loc. 1984 N 0/115 LX-VN. (LE).

Eria globulifera Seidenf.

Sine loc. 1983 N 0/267 LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1834 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2108 LX-VN. (LE, HN).

Eria paniculata Lindl.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1530 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 13.04.1984 N 1596 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Lang biang. 16.04.1984 N 1551 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1971 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2256 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2291 LX-VN. (LE, HN).

Eria pannea Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat, Datala. 12.04.1984 N 1442 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1599 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1977 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2295 LX-VN. (LE, HN).

**Eria perpusilla* Par. et Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, 05.06.1985 sine N LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum. 1985 sine N LX-VN. (LE).

Eria pubescens (Hook.) Steud.

Sine loc. 1983 N 0/270 LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1981 LX-VN. (LE, HN).

Eria pusilla (Griff.) Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2363 LX-VN. (LE, HN).

Eria siamensis Schlechter.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 28.12.1982 N 972 LX-VN. (LE, HN).

Eria thao Gagnep.

Sine loc. 1984 N 0/66 LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1827 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2261 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2358 LX-VN. (LE, HN), N 2359 LX-VN. (LE, HN).

Eria truncata Lindl.

Sine loc. 1984 N 0/128 LX-VN. (LE); Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1540 LX-VN. (LE, HN).

Erythrodes blumei (Lindl.) Schlechter.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 01.05.1985 N 1766 LX-VN. (LE, HN), N 1767 LX-VN. (LE, HN).

Eulophia macrobulbon (Par. et Reichenb. f.) Hook. f.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong. 13.04.1978 N 347 Ng. Hien. (LE, HN).
Eulophia nuda Lindl.
Prov. Daklac, Dacnong. 15.05.1979 N 35 Can. (LE, HN).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 VIII 1987.

УДК 581.9 (57.34)

Бот. журн., т. 73, № 5

А. А. Таран

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛАЗОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

A. A. TARAN. AN ADDITION TO THE VASCULAR PLANT FLORA OF THE LAZO STATE RESERVATION (PRIMORYE TERRITORY)

Сообщается о 70 новых для флоры Лазовского заповедника видах сосудистых растений.

Флора Лазовского государственного заповедника им. Л. Г. Капланова, расположенного в юго-восточной части Приморья, считается одной из самых богатых среди дальневосточных заповедников (Харкевич, Вышин, 1963). По данным П. П. Жудовой (1967), под руководством которой флора заповедника впервые изучалась в 1944—1946 гг., эта флора насчитывает 1082 вида сосудистых растений. В 1975 г. Н. П. Присяжнюк и О. Д. Форш опубликовали список, включающий 45 новых для Лазовского заповедника видов растений. Со времени первой инвентаризации флоры заповедника его площадь уменьшилась почти втрое, заметно изменились границы. Тем не менее, по нашим данным, флора сосудистых растений Лазовского заповедника в нынешних границах составляет около 1000 видов, в том числе 70, приводимых в настоящем списке, которые были собраны автором в 1980—1986 гг.

Растения расположены по системе Энглера, названия даны согласно сводке С. К. Черепанова (1981).

Selaginella borealis (Kaulf.) Rupr. Хр. Заповедный в районе перевала Корейская падь—Америка, по северным склонам у вершин сопок, спор., 27 X 1986. Изредка.

Typha australis Schum. et Thonn. Берега старицы в среднем течении р. Киевки, пл., 3 X 1986. Изредка.

T. laxmannii Lepech. Окр. с. Заповедного, заболоченный луг, пл., 20 X 1986. Редко.

Zostera japonica Aschers. et Graebn. Устье р. Соколовки, бух. Преображение, вег., 11 VII 1986. Изредка.

Zannichellia palustris L. Окр. пос. Преображение, в солоноватых озерцах у моря, бут., 11 VII 1986. Редко.

Digitaria asiatica Tzvel. Окр. с. Лазо, галечник у р. Киевки, цв., 12 IX 1986. Изредка.

Setaria faberi Herrm. Окр. с. Лазо, пл., 15 VII 1986. Сорное. Изредка.

Cleistogenes kitagawae Honda. Урочище Корейская падь, поляны, пл., 2 X 1986. Местами обильно.

Melica komarovii Lucznik. Долинный лес по р. Прямушке, цв., 29 V 1985. Изредка.

Festuca kolesnikovii Tzvel. Скалы у подножия горы Туманной, пл., 23 VIII 1986. Редко. Вид описан по сборам Б. П. Колесникова из данного местонахождения, однако в списке заповедника отсутствовал.

F. vorobievii Probat. Приморский луг в бух. Проселочной, цв., 23 VI 1986. Обычно. Вид описан из данного местонахождения по сборам Колесникова, в списке заповедника отсутствовал.

Pycreus korshinskyi (Meinsh.) V. Krecz. Понижения среди песчаных валов близ с. Заповедного, на побережье Японского моря, пл., 20 X 1986. Редко.

Scirpus orientalis Ohwi. Заболоченный луг у кордона Петрова, цв., 16 VII 1986. Изредка.

Lemna minor L. Старица близ устья Навгуева ключа, вег., 29 IX 1985. Редко.

Veratrum dahuricum (Turcz.) Loes. fil. Долинные леса в верховьях р. Перекатной, цв., 23 VI 1981. Обычно.

Salix integra Thunb. По берегам р. Киевки, вег., 12 VII 1985. Обычно.

S. pierotii Miq. Заболоченный луг у кордона Петрова, вег., 16 VII 1985. Редко.

S. taraikensis Kimura. Поляны в низовьях р. Егеревки, вег., 12 VII 1986. Обычно.

Cannabis sativa L. Окр. кордона Егеревка, вег., 20 VII 1986. Сорное. Единичные особи.

Rumex maritimus L. Бух. Ежовая, заболоченный участок, цв., 11 VI 1986. Изредка.

Polygonum longisetum De Bruyn. Устье ключа Углового, галечник, цв., 8 IX 1980. Изредка.

P. roseoviride (Kitag.) Li et Chang. Долина ключа Каменного, у дороги, цв., 1 X 1985. Сорное. Часто.

P. senticosum (Meissn.) Franch. et Savat. Галечник у р. Беневки, цв., 4 VIII 1980. Изредка.

P. sieboldii Meissn. Болото у оз. Заря, цв., 13 VII 1982. Обычно.

Eremogone juncea (Bieb.) Fenzl. Мыс Островной, остепненные лужайки, цв., 20 VIII 1985. Редко.

Spergula arvensis L. Окр. кордона Егеревка, у дороги, цв., 11 VII 1986. Сорное. Изредка.

Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl. Поляны и выгоны в окр. с. Кишиневка, цв., 16 VII 1981. Сорное. Часто.

Aconitum macrorhynchum Turcz. ex Ledeb. Долинный лес в окр. с. Лазо, цв., 5 IX 1986. Изредка.

A. pulcherrimum Nakai. О. Бельцова, широколиственный лес, цв., 4 IX 1982. Изредка.

A. tokii Nakai. Окр. кордона Егеревка, цв., пл., 8 IX 1984. Обычно по долинным лесам на всей территории заповедника.

Thalictrum amurense Maxim. Луга в окр. кордона Петрова, цв., 9 IX 1986. Изредка.

Berteroa incana (L.) DC. Окр. с Киевка, цв., 15 VI 1986. Заносный вид. Редко.

Drosera anglica Huds. Поволоцкая падь, заболоченный луг, пл., 16 IX 1982. Единственное местонахождение.

Sedum selskianum Regel et Maack. Каменистые склоны в окр. кордона Петрова, цв., 10 VIII 1981. Изредка.

S. telephium L. Окр. кордона Беневка, поляны, цв., 6 IX 1984. Изредка.

Chrysosplenium ramosum Maxim. Сухой ключ, долинный лес, цв., 15 V 1985. Обычно.

Spiraea flexuosa Fisch. ex Cambess. Водораздел рек Валуновка и Егеревка, разреженный широколиственный лес, цв., 25 VI 1983. Изредка.

Rosa gracilipes Chrshan. Карбонатные скалы близ устья ключа Казакова, цв., 5 VI 1986. Редко.

Prinsepia sinensis (Oliv.) Bean. В разреженном широколиственном лесу в низовьях ключа Казакова, пл., 3 XI 1986. Единственное местонахождение.

Astragalus marinus Boriss. Побережье Японского моря у кордона Петрова, цв., пл., 12 VIII 1982. Обычно.

Vicia amurensis Oett. Бух. Оленья, по краю галечника, цв., пл., 5 IX 1985. Изредка.

V. angustifolia Reichard. Усадьба Преображенского лесничества, цв., 11 VII 1986. Заносный вид. Редко.

Euphorbia discolor Ledeb. Долина р. Валуновки, поляны, цв., 23 V 1985. Изредка.

Viola amurica W. Beck. Болото у оз. Заря, цв., 28 VI 1983. Обычно.

V. brachysepala Maxim. Окр. кордона Петрова, дубняк, цв., 21 V 1983. Изредка по всей территории заповедника.

V. phalacrocarpa Maxim. Окр. с. Лазо, долинный лес, цв., 7 VII 1983. Изредка.

Oenothera muricata L. Поляны в урочище Корейская падь, цв., 27 VII 1986. Сорное. Изредка.

Bupleurum scorzonerifolium Willd. Водораздел рек Перекатной и Прямушки, дубняк с кедром, пл., 28 X 1986. Изредка.

Swida alba (L.) Opiz. Сопка Острая, по северному склону от подножия до вершины в составе подлеска, вег., 15 X 1986. Единственное местонахождение.

Androsace septentrionalis L. Устье р. Киевки, вдоль дороги, цв., 23 V 1982. Сорное. Изредка.

Gentianopsis komarovii (Grossh.) Czer. Окр. с. Заповедного, влажные луга, цв., 9 IX 1982. Очень редко.

Eritrichium sichotense M. Pop. Скалы близ устья ключа Казакова, цв., 12 VII 1985. Редко.

Schizonepeta multifida (L.) Briq. Мыс Островной, остепненные участки, цв., 4 IX 1985. Редко.

Elsholtzia pseudocristata Lévl. et Vaniot. Бух. Оленья, галечник, цв., 15 IX 1986. Изредка.

Linaria melampyroides Kuprian. Окр. с. Киевка, луга, цв., 19 VI 1986. Изредка.

Limosella aquatica L. Солоноватые озерца на берегу Японского моря в окр. пос. Преображение, вег., 11 VII 1986. Редко.

Odontites vulgaris Moench. Окр. кордона Егеревка, цв., 22 VII 1986. Заносный вид. Изредка.

Rhinanthus minor L. Сенокосный луг в окр. кордона Петрова, цв., 28 VI 1986. Заносный вид. Изредка.

Campanula rapunculoides L. Поляны в низовьях р. Валуновки, цв., 13 VIII 1986. Заносный вид. Изредка.

Erigeron oharae (Nakai) Botsch. Бух. Угловая, скалы у моря, цв., 9 IX 1980. Редко.

Ambrosia artemisifolia L. Окр. с. Лазо, у дороги, цв., 21 VIII 1986. Сорное. Единичные особи.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake. Усадьба Преображенского лесничества, цв., 10 IX 1986. Сорное. Единичные особи.

Achillea nobilis L. Поляны в долине р. Валуновки, цв., 13 VII 1986. Заносный вид. В массе.

Leucanthemella linearis (Matsum.) Tzvel. Бух. Ежовая, сырой луг, цв., 12 IX 1986. Обычно.

Cacalia kitamurae Nakai. Верховья р. Валуновки, у ключа, цв., 16 VII 1986. Изредка.

Senecio cannabifolius Less. Бух. Ежовая, поляны, цв., 12 IX 1986. Редко.

S. subscaposus Kom. Бух. Песчаная, по щебнистым осыпям у моря, цв., 28 VII 1986. Изредка.

Carduus acanthoides L. Окр. кордона Беневка, поляны, цв., 21 VII 1983. Сорное. Изредка.

Cichorium intybus L. Урочище Корейская падь, вдоль дорог, цв., 22 VIII 1986. Заносный вид. Единичные особи.

Prenanthes tatarinowii Maxim. Долинный лес по р. Соколовке, цв., 9 IX 1986. Изредка.

Из вышеперечисленных видов наибольший интерес представляет *Prinsepia sinensis* — кустарник, включенный в Красную книгу СССР (1984) и ранее известный только из нескольких пунктов Уссурийского и Партизанского районов Приморского края. К редким для юго-востока Приморья также можно отнести *Swida alba*, *Eremogone juncea*, *Schizonepeta multifida*. Относительно большое число в списке адвентивных видов (22) объясняется значительным развитием дорожно-транспортной сети в районе и ростом находящихся вблизи границ заповедника населенных пунктов. Заносные и сорные виды, как правило, встречаются по границам заповедника, вдоль дорог, проходящих по его территории, у кордонов и стационаров.

Гербарные образцы приведенных растений проверены С. С. Харкевичем, за что автор выражает ему искреннюю благодарность, и переданы в Гербарий Биолого-почвенного института ДВО АН СССР в г. Владивостоке (VLA).

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Жудова П. П.* Растительность и флора Судзухинского заповедника. — Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника, 1967, вып. 4, с. 5—245. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с. — *Присяжнюк Н. П., Форш О. Д.* К флоре Лазовского государственного заповедника. — В кн.: Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 125—128. — *Харкевич С. С., Вышин И. Б.* Охрана флоры сосудистых растений в заповедниках Приморского края. — В кн.: Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука, 1983, с. 126—128. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Лазовский государственный заповедник,
с. Лазо, Лазовский район.

Получено 11 XI 1987.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.55.752 : 502.75 (005) (045)

Л. И. Воронцова, В. Д. Васильева, А. Н. Кулиев, Г. А. Ломакина

ЗАДАЧИ КЛАССИФИКАЦИИ РЕДКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В СВЯЗИ С ИХ ОХРАНОЙ

L. I. VORONTSOVA, V. D. VASILYEVA, A. N. KULIYEV, G. A. LOMAKINA. THE AIMS OF RARE PLANT COMMUNITY CLASSIFICATION IN CONNECTION WITH THEIR PROTECTION

Обосновывается актуальность учета, детального изучения и охраны редких растительных сообществ (РРС) природных экосистем. РРС рассматриваются как уникальные ботанические объекты, занимающие особое положение в растительном покрове и несущие ценную научную информацию. Сопоставлены имеющиеся подходы по выявлению и классификации РРС. Приведена разработанная авторами оригинальная классификационная схема РРС, в основу которой положен принцип первичности или вторичности редкости растительных сообществ (РС), объединяющая 7 групп РРС. Даны характеристики каждой из выделенных групп, показаны возможные связи между ними. Обсуждается вопрос о необходимости разработки статуса редкости РС, намечаются некоторые пути к решению этой проблемы.

Охрана фитоценофонда — одна из актуальных задач в природоохранном комплексе проблем. Это направление — синфитосозология (Чопик, 1978; Стойко, 1982, 1983) — с каждым годом приобретает все большее значение в связи с интенсивной синантропизацией растительного покрова и тенденцией к его нивелированию на больших территориях.

Вопрос о настоятельной необходимости охраны фитоценофонда особенно остро был поставлен в нашей стране в 1968 г. на совещании по охране ботанических объектов. По материалам этого совещания издан сборник «Вопросы охраны ботанических объектов» (1971), который по существу является первой полной информацией о состоянии и задачах охраны флоры и растительности СССР. Кроме того, данная проблема в той или иной мере затрагивалась в ряде крупных публикаций последнего десятилетия (Колесников и др., 1974; Колесников, 1976; Растительный мир. . ., 1978; Колесников и др., 1979; Рысин, Савельева, 1980), обсуждалась на VII Делегатском съезде ВБО (Стойко и др., 1983), что отражено в резолюции съезда (Василевич, 1984).

Обширный фактический материал по вопросам охраны ценофонда, собранный в результате исследований в различных регионах страны, представлен на региональных совещаниях, подытожен в отдельных публикациях (Материалы совещания . . ., 1971; Вопросы биологии растений . . ., 1978; Растительный мир . . ., 1978; Охрана растительного мира Казахстана, 1979; Горчаковский, 1979; Львов, 1979; Охрана важнейших ботанических объектов . . ., 1980, и др.).

Центральное место в синфитосозологических исследованиях должны занимать инвентаризация, углубленное изучение и охрана РРС. Особый интерес к раритетам фитоценофонда наметился в последние 10—15 лет. Этому способствовали общая активизация природоохранных работ регионального характера, инвентаризация флоры и растительности в отдельных районах страны, выявление и изучение редких видов растений, учет ресурсов хозяй-

ственно важных растений, общая экологическая оценка природных экосистем в связи с усиливающимся антропогенным прессом и деградацией ранее широко распространенных сообществ.

РРС посвящен ряд публикаций (Второв, Степанов, 1978; Васильева и др., 1980; Стойко, 1982, 1983; Голубев, 1983; Прилипко, 1984; Тимофеев, 1984), РРС были основным объектом внимания организованной Главприродой МСХ СССР и ВНИИ охраны природы и заповедного дела Первой Всесоюзной конференции по охране редких растительных сообществ, состоявшейся в Москве в 1981 г. (Воронцова и др., 1983). Материалы совещания опубликованы в сборниках «Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем» (1982), «Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ» (1983), «Охрана редких растительных сообществ» (1982). На конференции и в указанных публикациях, вероятно, впервые обобщены сведения по ряду теоретических и прикладных вопросов, касающихся РРС, отмечены их особое положение в растительном покрове, необходимость строгого учета и охраны, представлены материалы по состоянию инвентаризации РРС и организации их охраны в различных регионах страны, намечены методические подходы к изучению РРС.

Проблема РРС в рамках охраны ценофонда только оформляется в самостоятельное направление, поэтому нет еще четких критериев редкости применительно к растительному сообществу, не разработана строгая система понятий, нет единых методических разработок по изучению РРС для получения сопоставимых данных.

Основные задачи, которые необходимо решить в связи с проблемой РРС, следующие: 1) разработка классификации РРС для СССР и союзных республик; 2) разработка методических принципов исследования РРС; 3) инвентаризация РРС; 4) создание и ведение союзной и республиканских книг редких растительных сообществ природных экосистем; 5) разработка системы мероприятий по охране РРС как на территориях различных природоохранных рангов, так и на неохраняемых. Каждая из перечисленных задач может быть предметом специального обсуждения. В предлагаемой статье мы коснемся лишь первого круга вопросов, попытаемся сопоставить и обобщить существующие данные по принципам выделения РРС, критериям редкости, классификации РРС как базисного этапа исследований.

Прежде всего — какое сообщество можно считать редким? При выделении групп РРС разными авторами приводятся такие определяющие признаки, как ограниченность размеров площади, занимаемой сообществом, обусловленная либо естественно-историческими причинами, либо связанная с антропогенными факторами (Шеляг-Сосонко, Жижин, 1982; Малиновский, 1983; Ребассоо, 1983; Лаздаускайте, 1983; Голубев, 1983); флористическое и структурно-функциональное своеобразие растительных сообществ (Второв, Степанов, 1978; Васильева и др., 1980; Крылов, 1982; Голубев, 1983); наличие в качестве доминирующих или содоминирующих видов реликтовых и эндемичных растений (Васильева и др., 1980; Стойко, 1982, 1983; Голубев, 1983); приуроченность сообщества к границам ареала соответствующего типа растительности или нахождение в отрыве от основной части ареала (Лавренко, 1971; Васильева и др., 1980; Левичев, Красовская, 1982). Некоторые авторы предлагают включать в число редких также сообщества с ценными в хозяйственном отношении видами (Малиновский, 1983; Голубев, 1983; Прилипко, 1984; Тимофеев, 1984). С. М. Стойко (1982, 1983) и другие авторы относят к редким также уникальные культурфитоценозы из аборигенных или интродуцированных видов.

В подходах разных исследователей к выявлению и классификации РРС можно отметить известную общность взглядов. Редкость растительных сообществ определяется в основном двумя причинами: комплексом естественно-исторических факторов и усилением в обозримое время антропогенного воз-

действия на растительный покров. В соответствии с этим некоторые исследователи (Милкина, 1975, 1982; Стойко, 1983; Воронцова и др., 1983) предлагают различать первично- и вторичноредкие РС. К первой категории можно отнести реликтовые РС — дериваты растительности третичного и раннечетвертичного периодов, экстразональные и экстрапоясные сообщества, РС с реликтовыми видами и узколокальными эндемиками. Другую категорию составляют сообщества ранее широко распространенные, но в настоящее время под воздействием антропогенных факторов сократившие свои ареалы часто до критических размеров (некоторые РС зональных, интразональных, поясных типов растительности). Такое несколько широкое толкование РРС, т. е. включение в их объем так называемых вторичноредких сообществ, нам представляется оправданным с природоохранных позиций. В ряде случаев вторичноредкие РС занимают очень небольшие площади, в связи с чем биосферное значение этих фитоценозов как объектов научной информации сильно возрастает.

При построении классификационных схем РРС в большинстве случаев авторы руководствуются флористическим принципом, т. е. наличием в сообществе редких видов, включенных в Красную книгу СССР. Такой подход фактически доминирует в работах, которые в настоящее время можно считать основополагающими при изучении РРС (Стойко, 1982, 1983; Голубев, 1983). Это не случайно, так как совершенно очевидно, что надежная охрана редких видов растений без охраны их местообитаний невозможна (Лавренко, 1971; Редкие и исчезающие виды. . ., 1981). По словам A. Holmgren (1979), стратегия охраны редких видов растений должна заключаться в охране их местообитаний. Флористический акцент, как мы уже отмечали, прослеживается в классификации РРС, предложенной Стойко (1982, 1983), в подходах к выделению РРС В. Н. Голубевым (1983). И. Г. Левичев и Л. С. Красовская (1982) считают, ссылаясь на Е. М. Лавренко (1971), что существует 2 основных принципа отбора РРС — флористический и фитоценотический: в первом случае основой отбора является присутствие в фитоценозах редких видов, во втором — признаки сообщества, его реликтовость, сокращение площади. Упомянутые авторы пытаются подойти к объяснению взаимопроникновения понятий «редкий вид» и «редкое сообщество». Принцип флористического отбора РРС они при этом считают более объективным, руководствуясь тем, что редкий вид определяется четко очерченными количественными и качественными признаками — численностью, размерами ареала, ролью вида в ценозе (доминант, содоминант, ассектатор), участием его в формировании яруса или синузии и т. д. Если редкий вид оказывается ценозообразователем, то в категорию редкого переходит сообщество. На основе видовой оценки указанными авторами разработана шкала отбора РРС и показан переход категории редкого вида в категорию редкого сообщества, что в целом подчеркивает единство проблемы охраны редких видов и редких сообществ. По сути подход авторов к выделению РРС носит также флористический характер. Однако, как мы пытались показать выше, при выделении РРС вряд ли целесообразно делать акцент только на флористические признаки. Относя к РРС фитоценозы с уникальными и редкими видами и тем более с редкими флористическими комплексами, следует учитывать то, что видовая ценопопуляция — структурный элемент фитоценоза и развивается во взаимодействии с другими элементами сообщества, так или иначе воздействуя на него и, с другой стороны, испытывая ценотический пресс. Первое относится к видам доминирующим, второе — к видам с малочисленными ценопопуляциями. Фитоценоз с этой точки зрения представляет интерес в целом, а не только как фон для того или иного редкого вида. Оценивая критически имеющиеся материалы по РРС в масштабах страны, отмечаем следующее: 1) объектом охраны фитоценофонда и РРС в частности следует считать в первую очередь природные сообщества, и в этой связи вряд ли целесообразно включать в число РРС фитоценозы, содержащие в своем составе ценные в хозяйственном отношении,

но широко распространенные виды; 2) вероятно, не следует относить в масштабах Союза к редким сообщества на границе ареала соответствующего типа растительности; естественно, что эколого-биологический потенциал видовых ценопопуляций таких сообществ понижен, структура их неустойчива, они требуют забот и охраны, но редкими не являются; при выделении редкостей ценофонда в пределах республик, краев, областей, районов этот признак может иметь значение; 3) при выявлении РРС прежде всего следует опираться на признаки фитоценоза, учитывать своеобразие флористического комплекса (реликтовость, эндемизм), ценотическое положение составляющих этот комплекс видов, специфику структуры сообщества. Если руководствоваться вышеизложенными принципами, то только некоторые фитоценозы можно трактовать как раритеты в классификационных системах, предложенных Стойко (1982, 1983) и Голубевым (1983).

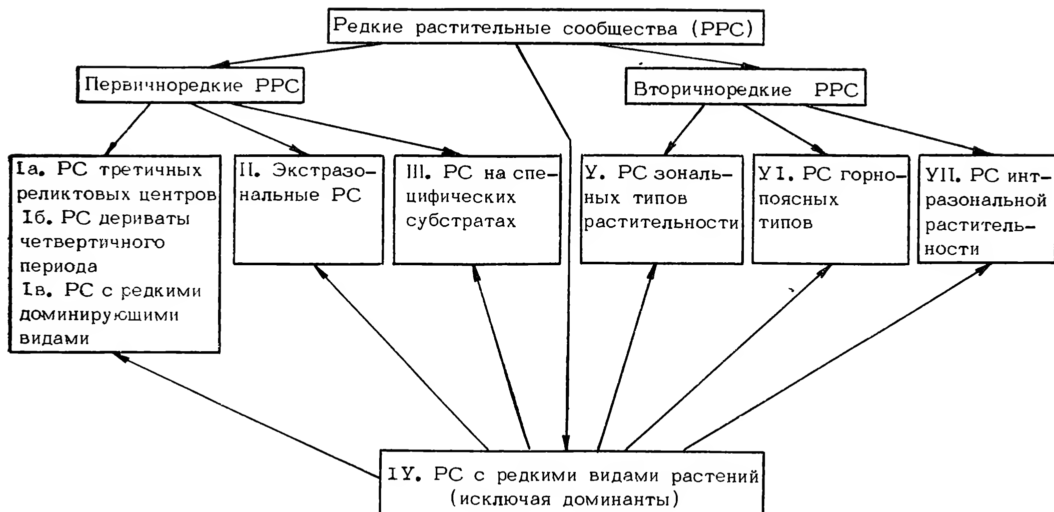
Понятия — растительные сообщества, требующие охраны, и РРС по объему и содержанию не всегда тождественны: не всякое РС, нуждающееся в охране, будет редким. Не всякое редкое сообщество следует относить к категории исчезающего, но любое сообщество, а редкое особенно, может попасть в эту категорию под воздействием антропогенных факторов.

В круг задач, решаемых лабораторией общих проблем охраны растительного мира ВНИИ охраны природы и заповедного дела, входят разработка принципов выделения и инвентаризации РРС, их классификация, обоснование соответствующих форм охраны РРС в масштабе всей страны. Вариант классификации РРС был опубликован ранее (Васильева и др., 1980). В дальнейшем эта классификация конкретизировалась и уточнялась. В основе предлагаемой классификационной схемы — разделение РРС на первично- и вторичноредкие, преимущественный учет признаков фитоценоза, исключение рукотворных сообществ. Критерии выделения — ботанико-географическая или историческая уникальность сообществ, проявляющаяся в специфике флористического и экобиоморфного состава, а также в его ритмологических особенностях.

Анализ ботанико-географической, флорогенетической, геологической литературы, сведений по палеогеографии, а также учет современного распределения естественной растительности показывает, что РРС прежде всего — первичноредкие, как правило, приурочены к рефугиумам реликтовой растительности, к выходам карбонатных и ультраосновных пород, местам пересечения миграционных путей отдельных видов и флористических комплексов. Территории с уникальными фитоценозами часто оказываются относящимися к геологически активным регионам. Для вторичноредких РРС основополагающими признаками будут размеры ареалов, точнее, размеры относительно сохранившихся участков природной (зональной, поясной) растительности, находящихся под угрозой исчезновения.

Предлагаемая нами классификационная схема включает 7 групп РРС (см. схему). Стрелками показаны возможные связи отдельных групп РРС. Это в известной степени определяет условность групп, которая в свою очередь связана со сложностью объекта исследований и трудностью выделения границ.

I. Реликтовые РРС. а) Сообщества третичных реликтовых центров — Колхидского, Гирканского, Дальневосточного, Горно-Туркестанского и др. Ряд РС этих центров отличается флористическим богатством, наличием древних таксонов разного ранга, своеобразным набором жизненных форм, некоторыми анцестральными ритмологическими признаками видов. К дериватам третичных сообществ, сильно деградирующих в настоящее время под антропогенным воздействием, относятся тугайные леса Средней Азии и Казахстана (Ишков, 1976). б) Производные раннечетвертичных сообществ — сюда можно отнести степные массивы Центральной Якутии и Чукотки, реликтовые рощи (колки) южных Мугоджар, сосновые островные боры Северного Казахстана, меловые боры европейской части СССР и др. в) Сообщества с редкими реликто-



Классификационная схема РРС природных экосистем.

выми или эндемичными доминирующими видами, включенными в Красную книгу СССР, с соснами Станкевича, пицундской и эльдарской, пихтой Семенова и др.

II. Экстразональные сообщества среди зональных типов растительности — островные леса в степной зоне, степные формации в лесной зоне, изолированные сообщества пустынного типа и др.

III. Сообщества с редкими флористическими комплексами (стенотопными), приуроченные к своеобразным субстратам — мелам, известнякам, доломитам, гранитам, сланцам, туфам, а также сообщества, произрастающие близ термальных источников (Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова, 1981). Сообщества на мелах и других карбонатных субстратах широко распространены в Среднем Поволжье, бассейне р. Дона, на Кавказе, пестроцветах Средней Азии и так далее. Указанные местообитания характеризуются большим своеобразием природных условий, здесь отмечается высокая концентрация эндемичных видов.

IV. Самую многочисленную группу составляют РРС с редкими видами, включенными в Красную книгу СССР, — реликтовыми и узколокальными эндемичными видами не являющимися доминантами и содоминантами. Эта группа связана как с категорией первичноредких сообществ, так и вторичноредких (см. схему), например видами семейства орхидных. Перечисленные группы первичноредких сообществ играют особо важную роль в сохранении фитогенофонда.

В категории вторичноредких сообществ можно выделить следующие РС зональных типов растительности.

V. Степные сообщества европейской части СССР, Казахстана, ряд степных участков Западной и Восточной Сибири, отдельные массивы таежных и широколиственных лесов, эдафические варианты пустынной растительности.

VI. РС горно-поясных типов: арчевники (Иванова, 1946; Шевченко, 1983), сообщества нагорных ксерофитов, альпийской растительности (Зироян, 1983).

VII. РС интразональной растительности (болотные и луговые сообщества).

В ряде случаев зональные или поясные типы растительности в связи с интенсивным антропогенным воздействием утратили черты пространственной непрерывности и сохранились лишь в виде отдельных массивов — «островов»

среди освоенных территорий. Это в первую очередь относится к степному типу растительности, что можно объяснить исторически ранним их освоением и использованием под выпас, распашку и другие формы. Лесные фитоценозы (таежных и широколиственных лесов) также претерпели существенные изменения, особенно сильно сказалось влияние пирогенного фактора и бессистемных рубок в конце прошлого—начале нынешнего века. Большинство лесных сообществ, находящихся в районах интенсивного освоения и чрезмерной рекреации, особенно в европейской части СССР, значительно сократило занимаемые площади порой до критических размеров и сохранилось к настоящему моменту в малонарушенном состоянии в виде разобщенных маломерных массивов.

Предложенная классификационная схема, систематизирующая определенным образом РРС, не исчерпывает всего их разнообразия и пока не претендует на полноту. По мере накопления фактического материала она естественно будет дорабатываться и конкретизироваться.

Утрата РРС, особенно сообществ сложной структуры, практически невосполнима. Экспериментальным путем удается восстановить пока отдельные фрагменты фитоценозов (Черневая тайга и проблемы реликтов, 1979; Скрипчинский, 1982). Для спасения вида отдельные экземпляры его можно перенести в ботанические сады, создать коллекции семян и культуры тканей. В отношении фитоценозов подобные варианты представляют известные трудности по крайней мере на современном уровне наших знаний о жизни фитоценозов и экосистем в целом, о механизмах, определяющих взаимоотношения их компонентов.

На основе учета возможностей искусственного воспроизведения растительных сообществ построена оригинальная классификация РРС А. Г. Крыловым (1982). Ее основные принципы сводятся к следующему: 1) возможность или невозможность воспроизведения растительности; 2) оценка флороценотических и эколого-структурных потерь при утрате того или иного РРС. Автор выделяет 6 классов РРС — от невоспроизводимых до способных к естественному восстановлению.

Среди других важных вопросов, касающихся РРС, особое место должно принадлежать разработке статуса их редкости, имеющего решающее значение при выделении сообществ, нуждающихся в первоочередной охране и в выборе форм организации действенной охраны тех или иных РРС. Как показывает анализ литературных данных, к этому вопросу существует несколько подходов. А. М. Барсегян (1982) использует применительно к РРС Армении шкалу редкости, разработанную для редких видов растений, редуцируя ее до четырех ступеней: 0 — исчезнувшие РРС, 1 — исчезающие, 2 — редкие, 3 — сокращающиеся. Как рабочий вариант эта шкала нашла применение при инвентаризации и картировании РРС Армении. Здесь уместно отметить, что вряд ли шкала редкости, разработанная для видов, может быть полностью принята для редких синтаксонов в качестве универсальной в связи со сложностью и спецификой последних, но в общих чертах дает возможность определить степень угрожаемости состояния РРС. Основной признак в данном случае — сокращение площади ценоза.

Стойко (1982, 1983) разработал количественный принцип оценки редкости РС для Украины. С привлечением 12 признаков вычисляется синфитосозологический индекс (СФИ). Каждый признак оценивается по 4-балльной шкале с учетом нахождения сообщества в том или ином регионе. На основе исходных синфитосозологических данных определяют СФИ по формуле

$$\text{СФИ} = \frac{\text{СпК} + \text{Сп}_1\text{К}_1 + \text{Сп}_2\text{К}_2 + \ldots}{\text{Н}},$$

где Сп — синфитосозологический признак, Н — число Сп, К — коэффициент значимости признака. Показатели СФИ определяют большую уязвимость и

природоохранную значимость фитоценоза. Указанный принцип предназначен для УССР, но при некоторой доработке и более тщательном отборе признаков может найти достаточно широкое применение.

Голубев (1983) при разработке шкалы редкости учитывает такие признаки, как величина занимаемой сообществом площади, характер нарушенности естественного состояния, а также признаки особой значимости (наличие эндемиков, редких, исчезающих видов, реликтов разного ранга, ценных в практическом отношении растений). Первые два признака представлены 5-балльной шкалой, третий выражен буквенными индексами — сообщества с эндемиками-ценозообразователями (э), третичными реликтами (рт) и т. д. Комбинации из трех признаков (тринарные символы) дают возможность оценить степень редкости сообщества. Индекс соответствует природоохранному статусу сообщества, а также служит основанием для занесения в Книгу РРС. Предложенный Голубевым принцип редкости РС в целом относительно удобен и может быть использован при маршрутных исследованиях.

При разработке статуса редкости безусловно должны в первую очередь учитываться такие показатели, как площадь сообщества и тенденции к изменению ее размеров, степень нарушенности и восстановительные способности сообщества. Так, растительные сообщества, имеющие важное научное значение, к тому же занимающие малую площадь и отличающиеся слабыми восстановительными способностями, нуждаются, на наш взгляд, в первоочередной и особой охране. Шкала, определяющая статус редкости РС, должна быть достаточно универсальной. Эта задача пока еще далека от завершения.

Охрана РРС — актуальная природоохранная задача. К настоящему времени разработаны общие подходы к выявлению и систематизации РРС. Ряд вопросов, связанных с проблемой РРС, и в их числе вопрос об организации действенной охраны, требует поисков путей решения и координации усилий широкого круга специалистов в различных регионах нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Барсегян А. М. Редкие и исчезающие растительные формации Армении и их охрана. — Биол. журн. Армении, 1982, т. 33, № 5, с. 115—152. — *Василевич В. И.* VII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 121—128. — *Васильева В. Д., Воронцова Л. И., Ломакина Г. А., Степанов Б. П.* Некоторые вопросы охраны редких и исчезающих растительных сообществ. — В кн.: Охрана редких растений и фитоценозов. М.: ВНИИприрода, 1980, с. 5—14. — *Вопросы* биологии растений и охраны растительного мира Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново: Изд-во ИвГУ, 1978. 71 с. — *Вопросы* охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971. 307 с. — *Воронцова Л. И., Васильева В. Д., Ломакина Г. А.* Первая Всесоюзная конференция по охране редких растительных сообществ (29 X—2 XI 1981, Москва). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1714—1716. — *Воронцова Л. И., Ломакина Г. А., Васильева В. Д., Кулиев А. Н.* Задачи охраны редких растительных сообществ природных экосистем и вопросы их классификации. — М., 1983. 15 с. Деп. в ВИНИТИ, № 4581-83. — *Второв П. П., Степанов Б. П.* Ценность экологического разнообразия и охрана естественных ботанических сообществ. — Природа, 1978, № 8, с. 60—69. — *Голубев В. Н.* Редкие растительные сообщества и их охрана (общие принципы). — Бюл. ГБС АН СССР, 1983, вып. 127, с. 65—70. — *Горчаковский П. Л.* Об охране реликтовых растений и уникальных растительных сообществ на Урале. Свердловск: УФ АН СССР, 1969, вып. 1, с. 79—85. — *Зироян А. Н.* Охрана некоторых ковровых фитоценозов альпийского пояса горы Арагац. — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 1. М., 1983, с. 84—85. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Иванова А. В.* Можжевеловые редколесья Южной Армении. — Тр. Ин-та бот. АН АрмССР, 1946, т. 4, с. 109—155. — *Инвентаризация*, методы исследования и охрана редких растительных сообществ: Материалы Первой Всесоюзной конференции 29 X—2 XI 1981 г. М., 1983, ч. 1. 147 с.; ч. 2. 170 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Ишков Е. В.* Горные тугаи западной части Таласского Ала-Тау и необходимость их охраны. — В кн.: Охрана природы и природопользование в Казахстане. Целиноград: Целиногр. отд-ние Ин-та почвоведения, 1976, с. 230—232. — *Колесников Б. П.* Проблемы охраны растительного мира. — Общая биология, 1976, т. 37, № 5, с. 635—648. — *Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Стойко С. М., Тихомиров В. Н.* Актуальные вопросы охраны растительного мира. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 10, с. 1536—1546. — *Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Парфенов В. И.*,

Боч М. С. Охрана растительного мира в СССР (обзор исследований). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1051—1064. — *Крылов А. Г.* Категории редких растительных сообществ. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 12—14. — *Лавренко Е. М.* Об охране ботанических объектов в СССР. — В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л : Наука, 1971, с. 6—13. — *Лаздаускайте Ж. П.* К вопросу о критериях выделения охраняемых сообществ (на примере сем. сложноцветных Литовской ССР). — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 1. М., 1983, с. 136—138. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Левичев И. Г., Красовская Л. С.* О критериях редкости сообществ. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 14—15. — *Львов П. Л.* К сохранению редких растений и фитоценозов Дагестана. — Природа, 1979, № 3, с. 80—87. — *Малиновский К. А.* Обоснование охраны редких, эндемичных и реликтовых растительных сообществ высокогорий Карпат. — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 2. М., 1983, с. 147—149. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Малышев Л. И.* Совещание по актуальным вопросам охраны растительного мира Сибири (Новосибирск, 4—5 мая 1979 г.). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 758—760. — *Материалы* совещания по охране объектов растительного мира республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент: Фан, 1971. 340 с. — *Милкина Л. И.* Значение литологии горных пород для восстановления коренных лесов Украинских Карпат. — Лесоведение, 1975, № 3, с. 47—54. — *Милкина Л. И.* Паспортизация и охрана редких растительных сообществ Украинских Карпат как научная и народнохозяйственная проблема. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 72—74. — *Охрана* растительного мира Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1979. 158 с. — *Охрана* важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. — Киев: Наук. думка, 1980. 388 с. — *Охрана* растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982. 88 с. — *Охрана* редких растительных сообществ. М.: ВНИИприрода, 1982. 81 с. — *Прилипко Л. И.* О необходимости и критериях выделения редких и эталонных растительных сообществ для охраны. — В кн.: Охрана природы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1984, № 12, с. 91—101. — *Растительный* мир охраняемых территорий. Рига: Зинатне, 1978. 168 с. — *Ребассоо Х.-Э. А.* Уникальные и эталонные приморские сообщества на островах Советской Прибалтики. — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 2. М., 1983, с. 201—203. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 263 с. — *Рысин Л. П., Савельева Л. И.* Эталонные леса, их значение и критерии выбора. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 133—140. — *Скрипчинский В. В.* Опыт воссоздания природных растительных сообществ на территориях с полностью уничтоженной естественной растительностью. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 78—80. — *Стойко С. М.* Категоризация редких, уникальных и типичных фитоценозов и их интегральная созологическая оценка. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 5—7. — *Стойко С. М.* Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1574—1582. — *Стойко С. М., Барсегян А. М., Белявичене Ю. Ю. и др.* Категории нуждающихся в охране растительных сообществ и критерии их отбора. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк, 1983, с. 305—306. — *Тимофеев В. Е.* Методические вопросы охраны растительных сообществ. — В кн.: Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1984, с. 3—10. — *Черневая* тайга и проблема реликтов. Томск: Изд-во ТГПИ, 1979. 84 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 211 с. — *Шевченко В. Г.* Об арчевниках Средней Азии. — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 2. М., 1983, с. 294—295. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Жижин Н. П.* Синфитосозология и ее задачи в густонаселенных регионах. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: ВНИИприрода, 1982, с. 8—10. — *Экосистемы* термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981. 142 с. — *Holmgren A. N.* Strategies for preservation of rare plants. — Great Basin Natur. Mem., 1979, N 3, p. 95—99.

ВНИИ охраны природы и заповедного
дела Госагропрома СССР (ВНИИприрода),
Москва.

Получено 1 XII 1986.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 582.682

И. Н. Сафонова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *PAPAVERACEAE*

I. N. SAFONOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *PAPAVERACEAE* FAMILY

Chelidonium majus L., **2n=12.** Ленинградская обл.

Dicranostigma leptopodum (Maxim.) Fedde, **2n=12.** Ленинград, Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР, коллекционный питомник группы биосистематики, № 2, Морозова.

Glaucium fimbrilligerum (Trautv.) Boiss., **2n=12.** Средняя Азия, УзССР, Гиссарский хр., экспедиция 1982—1983 гг., Камелин с сотрудниками.

G. flavum Crantz, **2n=12.** Ленинград, Ботанический сад Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, интродукционный питомник кормовых, пищевых и лекарственных растений, № 52/84, Балабас.

Hylomecon vernalis Maxim., **2n=24.** Владивосток, около ТИБОХ, 1984 г., Гриф и др.

Macleaya microcarpa Fedde, **2n=20.** Ленинград, Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР, коллекционный питомник группы биосистематики, № 1, Морозова.

M. cordata R. Br., **2n=20.** Ленинград, Ботанический сад Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, коллекция травянистых растений, № 107, Шулькина.

Papaver commutatum Fisch. et Mey., **2n=14.** АзССР, ущелье Тертер, близ с. Истису, кавказская экспедиция 1983 г., Михеев, Васильев, Джумырко.

P. fugax Poir., **2n=14.** АзССР, ущелье Тертер, близ с. Истису, кавказская экспедиция 1983 г., Михеев, Васильев, Джумырко.

P. persicum Lindl., **2n=14.** АзССР, ущелье Тертер, близ с. Истису, кавказская экспедиция 1983 г., Михеев, Васильев, Джумырко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1987.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47+57)

АЛЬФРЕД АЛЕКСЕЕВИЧ КОЛАКОВСКИЙ

(к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной и педагогической деятельности)

I. A. ILJINSKAJA. ALFRED ALEXEYEVICH KOLAKOVSKY (TO THE 80-ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH AND THE 60-ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC AND PEDAGOGICAL ACTIVITY)

24 февраля 1986 г. исполнилось 80 лет заслуженному деятелю науки Грузинской ССР и Абхазской АССР, члену-корреспонденту Академии наук ГССР, доктору биологических наук, профессору Альфреду Алексеевичу Колаковскому — выдающемуся советскому ботанику и палеоботанику и замечательному человеку.

А. А. внес значительный вклад в изучение высокогорных лугов и пастбищ Закавказья, создал в Сухумском ботаническом саду обширный гербарий колхидской флоры, написал первую флору Абхазии, вышедшую в 4-х томах, и крупную обобщающую работу «Растительный мир Колхиды».

Им открыта особая страница плиоценовой истории флоры Кавказа: проведены фундаментальные раскопки и сборы палеоботанических образцов, создано уникальное собрание палеоботанических коллекций, написаны первые для территории Абхазии палеоботанические монографии, посвященные позднеплиоценовой флоре Сухуми, киммерийской флоре Дуаба и понтической флоре Кодора. Палеоботаническая деятельность А. А. не ограничивалась исследованием плиоценовых флор Абхазии, он сделал первое обобщение палеоботанических данных по Кавказу в целом — сводку «Ископаемая флора Кавказа», принял участие в написании «Основ палеонтологии СССР» и внес значительную ясность в систематику ископаемых буков.[1]

После 1966 г. А. А. продолжает проводить фундаментальные палеофлористические работы, расширяя район исследования и возрастной диапазон флор. На основе обработки обширной коллекции, собранной им, А. К. Шакрыл и Н. К. Ратиани в 1964 г. он создал вместе с Ратиани первую монографию среднеплиоценовой флоры Малых Ширак (1967), заполнившую пробел палеоботанической летописи Восточной Грузии между поздним сарматом и акчагылом. Эта работа вскрыла значительное различие флор среднего плиоцена Восточной Грузии и Колхиды; было показано, что флора Малых Ширак несет на себе явные следы ксерофилизации и отличается обилием средиземноморских элементов, отсутствующих в киммерийской флоре Колхиды.

В результате обработки коллекций, собранных А. А. с учениками в 1953 и 1964 гг., он публикует в 1970 г. совместную с Рухадзе и Шакрыл монографию мэотической флоры Кодора, в которой устанавливает ее близость с детально изученной и всесторонне охарактеризованной понтической флорой при наличии, однако, только ей присущих экзотов.

---

[1] Подробно о научной и общественной деятельности и список работ А. А. Колаковского до 1966 г. см.: Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 434—438.

В 1976 г. выходит его совместная с Шакрыл монография о среднесарматских флорах Абхазии трех сел — Гвада, Мугудзырхва и Бармыш. Эта флора отличается большим систематическим богатством и высокой эндемичностью. В результате всестороннего ее анализа А. А. приходит к выводу о существовании в сармате Абхазии нижнегорного пояса типичных вечнозеленых влажных субтропических лесов с преобладанием разнообразных лавровых и мирзиновых.

Раскопки двух лет на месторождении киммерийской флоры Гульрипша (Багажишта) дали достаточный материал для монографии этой флоры, написанной А. А. совместно с Шакрыл в 1978 г. Мезофильность и высокая экзотичность этой флоры позволили А. А. упрочить выдвинутое им ранее положение о том, что становление современной лесной флоры произошло в Колхиде уже в посткиммерийское время.

Наряду с этим А. А. собрал коллектив из 27 специалистов и создал двухтомный «Каталог ископаемых растений Кавказа», опубликованный в 1973 г. В нем приведены данные о всех ископаемых растениях, установленных по всем видам остатков с территории Кавказа с оценкой достоверности их определения.

А. А. продолжил работу в области систематики ископаемых буковых — родов *Quercus* (1967, 1972, 1973) и *Fagus* (1972), — позже результаты этих работ вошли во 2-й том издания «Ископаемые цветковые растения СССР» (1982). Вместе с Шакрыл он описал новый вымерший род *Colchidia* из сем. *Pinaceae*.

Исследования новых флор сопровождались увеличением на несколько тысяч образцов палеоботанических коллекций, хранившихся в отделе ботаники Сухумского ботанического сада в образцовом порядке и легко доступных для советских и зарубежных специалистов. Число голотипов в этом собрании достигло 151. Их список, составленный А. А. с сотрудниками, опубликован в 1982 г. Это замечательное собрание палеоботанических коллекций сильно пострадало во время пожара летом 1986 г. — сохранились только десятая часть образцов и 16 голотипов. Результаты совместных полевых работ 1987 г. Ботанического института АН СССР и Сухумского ботанического сада АН ГССР позволяют надеяться на создание достаточно полной повторной коллекции понтической флоры Кодора.

Кроме проведения интенсивных палеоботанических работ, А. А. продолжает активную деятельность по изучению флоры и систематики современных растений. Вместе с сотрудниками отдела ботаники Сухумского ботанического сада он подготовил новое, в 4-х томах, издание «Флоры Абхазии» и сам провел всю трудную и кропотливую работу по изданию, которое завершилось в 1986 г. Это совершенно обновленное издание, насыщенное новыми материалами, накопленными за 30 лет интенсивной экспедиционной и камеральной работы и, кроме того, снабженное палеоботаническими данными. Несомненно, что новое издание «Флоры Абхазии» является одной из выдающихся современных региональных флор СССР.

Анализ палеоботанических данных и современной флоры Колхиды и Кавказа в целом укрепляют А. А. в его мнении о решающей роли горных областей в истории формирования всех флор и, в частности, современной флоры; он убедительно настаивает на необходимости выделения самостоятельной Средиземногорной области.

Много сил и времени отдает А. А. охране природы и особенно охране уникальной богатейшей флоры и растительности Абхазии. Под его руководством и при непосредственном его участии сотрудники отдела ботаники проводят детальное изучение одного из уникальных в СССР уголков природы — Пицунда-Мюссерского заповедника. Составляется первая для заповедников Грузии карта его растительности с восстановленным ландшафтом. В соавторстве с В. С. Ябровой-Колаковской издается «Список растений Пицунда-Мюссерского заповедника». Объединив коллектив авторов, А. А. подготовил к печати моно-

графический сборник о природе Пицунда-Мюссерского заповедника. Деятельность А. А. по охране природы не ограничивается рамками этого заповедника — на общественных началах он возглавляет научно-координационную работу Совета заповедников Абхазии, под его руководством начаты плановые работы по изучению и инвентаризации флоры Западной Абхазии, которая отличается уникальностью флоры и эндемичными фитоценозами. В результате проведенных работ обосновано положение о создании в этом районе природного национального парка.

Со второй половины 70-х годов А. А. увлеченно работает пад семейством колокольчиковых. Он открыл особый орган — оксикорп, который присутствует в коробочке у многих видов колокольчика. Предпринятое им детальное изучение плодов всего обширного семейства колокольчиковых позволило совершенно по-новому осветить его систему и устранить в ней многие неясности.

Необычайно плодотворная научная деятельность А. А. сочетается с большой благожелательностью к коллегам, готовностью поделиться с ними своими энциклопедическими знаниями, простотой в обращении. Хочется отметить умение А. А. создавать своими руками все необходимое для работы, в том числе приспособления для специальных фотосъемок.

В заключение от всей души желаем Альфреду Алексеевичу новых достижений и открытий в мире растений, которому посвящена вся его жизнь.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. А. КОЛАКОВСКОГО

1967. Плиоценовая флора Малых Ширак. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 16, с. 30—71. (Совместно с Н. К. Ратиани).

Фратрия дуба средиземноморского. — Бот. журн., т. 52, № 4, с. 531—535.

1968. Колхидия — новый род *Pinaceae* из сармата Абхазии. — Палеонтол. журн., № 4, с. 66—70. (Совместно с А. К. Шакрыл).

1969. Некоторые закономерности развития третичных флор Грузии. — В кн.: Тез. докл. членов Груз. бот. об-ва на IV Делегат. съезде ВБО. Тбилиси: Мецниереба, с. 17—18.

Представитель олигоценовой мастиксиевой флоры Европы в плиоцене колхидского рефугиума. — Сообщ. АН ГССР, т. 55, № 3, с. 737—740.

Castanopsis furcinervis, характерный элемент олигоценовой флоры Кавказа. — Изв. АН АрмССР. Наука о Земле, № 2, с. 10—17. (Совместно с М. Е. Арутюнян).

1970. Меотическая флора Кодора. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 17, с. 89—117. (Совместно с Л. П. Рухадзе и А. К. Шакрыл).

Новые виды *Pinus* и *Cathaja europaea* Sveshn. из третичных флор Грузии. — Бот. журн., т. 55, № 6, с. 847—851.

Особенности строения устьичного аппарата у нового вида секвои из сармата Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 17, с. 119—126.

1971. Семенная чешуя шишки Колхидии из сармата Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, т. 61, № 3, с. 749—751.

1972. К истории третичных грабов. — Сообщ. АН ГССР, т. 67, № 2, с. 497—500.

О номенклатуре и истории некоторых третичных буков Палеарктики. — Сообщ. АН ГССР, т. 66, № 1, с. 241—244.

Обзор ископаемых дубов СССР. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 18, с. 107—127.

1973. Каталог ископаемых растений Кавказа. Ч. 1. Тбилиси: Мецниереба. 315 с. (Совместно с И. И. Абрамовым и др.).

Каталог ископаемых растений Кавказа. Ч. 2. Тбилиси: Мецниереба. 321 с. (Совместно с И. И. Абрамовым и др.).

1974. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время. — Тр. Тбил. ин-та леса, вып. 21, с. 98—115.

Голосеменные из сармата Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 19, с. 143—162. (Совместно с А. К. Шакрыл).

Ископаемые дубы Евразии из секции *Cerris*. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 19, с. 189—217.

Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 20, с. 115—132.

Сухуми—Новый Афон. — В кн.: Путеводитель по Кавказу: Франко-советский симпозиум «Альпы—Кавказ». М.; Тбилиси, с. 162—167.

Сухуми—оз. Рица—Авадхара. — Там же, с. 152—161. (Совместно с Л. И. Маруашвили, Е. В. Сохадзе, Д. Б. Уклеба, Т. Ф. Урушадзе).

1975. Ботанико-географический спектр флоры Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, т. 80, № 3, с. 701—704.

О некоторых вопросах охраны редких и исчезающих видов флоры Грузии. — Бюл. Гл. бот. сада, вып. 95, с. 49—62. (Совместно с М. А. Гоголишвили, М. Ф. Сахокия).

Путеводитель ботанической экскурсии по Абхазии. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Л.: Наука, с. 15—17. (Приложение, список видов растений. 23 с.).

Путеводитель палеоботанической и географической экскурсии на р. Кодор (Абхазская АССР). — Там же, с. 15—16.

1976. Новые данные к флоре Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, т. 81, № 2, с. 457—460. (Совместно с В. С. Ябровой-Колаковской).

Новый декоративный колокольчик с известняков Абхазии. — Бюл. Гл. бот. сада, вып. 102, с. 36—39.

Сарматские флоры Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 22, с. 98—148. (Совместно с А. К. Шакрыл).

1977. Абхазия как убежище древних растений. — В кн.: Человек и окружающая среда. Сухуми: Алашара, с. 23—29.

Аралиевые как характерный элемент третичных флор Колхидского рефугиума. — Сообщ. АН ГССР, т. 86, № 1, с. 209—212.

1978. Ботанико-географическое районирование Лавразии. — Сообщ. АН ГССР, т. 89, № 3, с. 673—676.

Киммерийская флора Гульрипш (Багажишта). — Тр. Сух. бот. сада, вып. 24, с. 134—156. (Совместно с А. К. Шакрыл).

Новая симфиандра с известняков Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 24, с. 95—99.

Новые данные к таксономии и истории некоторых кавказских горечавок. — Сообщ. АН ГССР, т. 94, № 1, с. 161—164.

1979. Аннея — новый род колокольчиковых с известняков Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, т. 94, № 1, с. 161—164.

К систематике и таксономии палеоэндемиков Большого Кавказа — *Edraianthus owerinianus* Rupr. — Сообщ. АН ГССР, т. 95, № 1, с. 153—156.

Новый вид астрагала из третично реликтовой секции. — Сообщ. АН ГССР, т. 93, № 1, с. 141—144.

1980. Ложноколокольчик — новый монотипный род с известняков Колхиды. — Сообщ. АН ГССР, т. 97, № 2, с. 413—416.

Новые данные к систематике кавказских колокольчиковых. — Заметки по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та АН ГССР, вып. 36, с. 44—57. (Совместно с Л. Б. Сердюковой).

Новые данные к систематике колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, т. 98, № 3, с. 653—656.

Новые данные о гемиксерофильном элементе во флоре Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 26, с. 86—90.

Памяти Анны Лукьяновны Харадзе. — Заметки по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та АН ГССР, вып. 36, с. 3—21. (Совместно с Л. М. Кемулярия-Натадзе, А. Г. Долухановым).

Фёдоровия — новый монотипный род с известняков Южного Закавказья. Сообщ. АН ГССР, т. 97, № 3, с. 685—688.
Флора Абхазии. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба. 212 с.
1981. Еще два новых монотипных рода колокольчиковых для флоры СССР.— Сообщ. АН ГССР, т. 103, № 1, с. 149—152.
Растения Пицунда-Мюссерского заповедника. Тбилиси: Мецниереба. 107 с. (Совместно с В. С. Ябровой-Колаковской).
Юрий Николаевич Воронов. М.: Наука. 97 с. (Совместно с Ю. Н. Вороновым).
1982. Биологические «механизмы» Мишоксии. — Сообщ. АН ГССР, т. 105, № 3, с. 369—372.
Биологические «механизмы» обеспечения диссеминации у Эдрайанта. — Сообщ. АН ГССР, т. 105, № 2, с. 361—364.
Голотипы высших растений третичных флор Абхазии, хранящиеся в Сухумском ботаническом саду. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 27, с. 182—219. (Совместно с Р. В. Лакоба, А. К. Шакрыл).
Дендрофлора Пицунда-Мюссерского заповедника. — В кн.: Тез. докл. VIII Дендрологического конгресса социалистических стран. Тбилиси, с. 173. (Совместно с В. С. Ябровой-Колаковской, З. И. Адзинба).
Новые данные по карпологии реликтовых колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, т. 105, № 1, с. 117—120.
Флора Абхазии. Т. 2. Тбилиси: Мецниереба. 282 с.
Cyclobalanopsis kryshtofovichii Kolak. — Там же, с. 89.
Lithocarpus Oerst. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, с. 87—88.
Quercus L. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов. — Там же, с. 89—106. (Совместно с А. Г. Аблаевым, М. А. Ахметьевым, И. А. Ильинской).
1983. Карпологическая классификация некоторых колокольчиковых. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 20—21.
К методике изучения биосистематики колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, т. 109, № 2, с. 369—372. (Совместно с Л. Б. Сердюковой).
1984. Гемисфера — новый высокогорный кавказский род колокольчиковых. — В кн.: Охрана природы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, вып. 12, с. 157—171.
Карпологическая классификация некоторых родов колокольчиковых. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 28, с. 59—86.
О роде *Rapunculus* Fourr. (*Campanulaceae*). — Заметки по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 40, с. 26—29. (Совместно с Л. Б. Сердюковой).
1985. Сахокиела — новый монотипный род колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, т. 118, № 3, с. 593—596.
Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). — Бот. журн., т. 70, № 1, с. 3—11.
Флора Абхазии. Т. 3. Тбилиси: Мецниереба. 292 с.
1986. Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии. — Бот. журн., т. 71, № 9, с. 1155—1166.
Флора Абхазии. Т. 4. Тбилиси: Мецниереба. 362 с.
1987. Пицундо-Мюссерский заповедник. Москва : Агропромиздат. 189 с. (Совместно с С. М. Бебия, В. С. Ябровой-Колаковской, З. И. Адзинба и др.).
Система семейства *Campanulaceae* Старого Света. — Бот. журн., т. 72, № 12, с. 1572—1579.

И. А. Ильинская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 III 1987.

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ГРУБОВ

(к 70-летию со дня рождения)

R. V. KAMELIN, N. ULZIYKHUTAG, I. A. GUBANOV. VALERY IVANOVICH GRUBOV (TO THE 70-ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)

Известному далеко за пределами СССР ботанику, выдающемуся знатоку флоры Центральной Азии (и прежде всего Монголии и Казахстана) В. И. Грубову исполнилось 70 лет, 47 из которых В. И. активно работает на ниве отечественной ботаники. Он принадлежит к тому поколению ученых, которые, начав свою деятельность с активного участия в создании монументальной «Флоры СССР», вполне раскрыли свой талант лишь в 60—70-х годах, а немногие из них и ныне продолжают передавать традиции блестящих систематиков и флористов, работавших в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, немногочисленным молодым специалистам в этой области.

В. И. родился 3 II 1917 г. в г. Сольцы на Новгородщине. Здесь он получил начальное образование, а с 13 лет продолжил учебу в Ленинграде, где окончил школу, а затем биологический факультет Ленинградского университета по кафедре ботаники. Еще в студенческие годы он участвовал в экспедициях, результатом чего была его первая опубликованная научная работа «О состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау». Однако научная судьба В. И. складывалась далеко не просто. Специализировался он под влиянием выдающегося ученого А. Н. Криштофовича как палеоботаник, а под влиянием Б. К. Шишкина — как систематик высших растений и флорист. Поработав один сезон младшим научным сотрудником в Торфяной экспедиции Кольской базы АН СССР, В. И. поступил на ту же должность в БИН АН СССР.

В мае 1941 г. В. И. был призван на действительную военную службу и с первого дня войны находился в строю. В августе 1941 г. на родной Новгородской земле, у ст. Чудово, он был тяжело ранен, затем вместе с госпиталем эвакуирован из Ленинграда в Пермь. После годичного лечения его признали инвалидом и демобилизовали. Из госпиталя В. И. прежде всего добрался до Уфы, где в эвакуации находилась Академия наук УССР, и поступил в Институт ботаники АН УССР. Коллектив, в котором он работал, начал в эти годы изучение растительного покрова Башкирии и, в частности, подготовку «Определителя растений БашАССР», в которой В. И. принял самое активное участие (результаты этой работы были опубликованы много позже — в 1966 г. — под его редакцией совместно с Б. К. Шишкиным).

В 1943 г. В. И. смог переехать в Казань и вернуться на работу в БИН АН СССР. Здесь в 1944 г. он поступил в аспирантуру. В 1947 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию «Монографический обзор рода *Rhamnus* s. l.». Это была одна из немногих отечественных работ, выполненных в мировом масштабе по столь сложному роду, и В. И. проявил себя в ней многообещающим систематиком-монографом. Однако научная судьба В. И. все еще не определилась. Он продолжал готовить монографические обзоры для «Флоры СССР» и другого многотомного издания — «Деревья и кустарники СССР», обрабатывал палеоботанические коллекции, кроме того, в сезон 1947 г. принял участие в полевых работах Монгольской сельскохозяйственной экспедиции в качестве флориста. Флористика и стала в скором времени основным делом всей жизни В. И. После двух лет полевых работ в МНР, уже в 1952 г., он совместно с А. А. Юнатовым публикует первый очерк флоры МНР и схему флористического районирования этой страны, а в 1954 г. — усовершенствованный вариант этого районирования.

В 1955 г. вышла в свет и первая крупная монографическая сводка В. И. по флоре Монголии — «Конспект флоры Монгольской Народной Республики». Впервые за более чем столетний период изучения растительного покрова этой страны, на основе обработки богатейших коллекций Гербария БИН АН СССР, был не только составлен полный список растений, известных на том этапе для всей территории МНР, но и дан детальный анализ флоры страны, обоснованы главные регионы ботанико-географического районирования (продемонстрирована необходимость разделения на самом высоком уровне бореальной части страны — «Хангая» и центральноазиатской ее части — «Гоби»). Конспект, в котором были приведены сведения о 1877 видах из 552 родов и 97 семейств растений, на долгие годы стал одним из основных справочных пособий по растительному миру Монголии и всей Центральной Азии.

Следующий шаг в изучении флоры Центральной Азии был сделан В. И. в 1959 г., когда вышла в свет его небольшая, но чрезвычайно емкая по содержанию монография «Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии». Работа эта во многих отношениях была замечательной. В ней В. И. впервые сумел обобщить всю сумму знаний по растительному покрову Центральной Азии и обосновал естественное ботанико-географическое разделение этой территории, т. е. выполнил задачу, которую лишь поставили для разработки крупнейшие ботаники предшествующих периодов изучения этой страны К. И. Максимович и В. Л. Комаров. Центральную Азию В. И. понимает как огромный регион (подобласть области Древнего Средиземья), включающий территорию от низовий Волги до Большого Хингана на севере и от Тянь-Шаня и Восточного Памира до верховий великих рек Восточной Азии на юге. В пределах Центральной Азии он различает 3 крупные провинции: монгольскую (или собственно гобийскую), включающую пустыни Монголии, Кашгарии, Внутренней Монголии и Цайдам; джунгаро-туранскую, охватывающую все территории Северного Турана (вслед за Е. П. Коровиным и с коррективами В. П. Бочанцева), Джунгарию и горы Южного Алтая, Сауро-Тарбагатая, Джунгарского Алатау, Северного и Центрального Тянь-Шаня; тибетскую — от Памира и плато Тибета до Наньшаня. Районирование было доведено В. И. до округов, которые он понимает весьма крупными, и поэтому в большей части они хорошо очерчиваются и флористически. Оригинальность взглядов, эрудиция автора проявились в этой работе очень ярко. Отдельные моменты в концепции В. И. были почти сразу подвергнуты серьезной критике (прежде всего Юнатовым, указавшим на не совсем естественное причленение к Центральной Азии регионов Северного Турана и Джунгарии; отчасти флористами и систематиками, сомневавшимися в необходимости причисления к Центральной Азии Циньхая и Южного Тибета). Но в целом основы районирования Центральной Азии, заложенные в схеме В. И., прошли испытание временем и были в главных чертах использованы в новейшем районировании Земли А. Л. Тахтаджяном. Обобщающий доклад по опубликованным работам на тему «Центральная Азия в ботанико-географическом отношении» В. И. представил на соискание ученой степени доктора биологических наук и успешно защитил в 1961 г. В 1959 г. он опубликовал результаты собственной обработки коллекций В. С. Моисеенко из китайской части Джунгарии, а также маревых из Внутренней Монголии, собранных М. П. Петровым.

Почти сразу после защиты докторской диссертации В. И. приступает к подготовке нового, на этот раз многотомного труда, обобщающего все сведения по флоре Центральной Азии. В 1963 г. вышел в свет 1-й выпуск сводки «Растения Центральной Азии (по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР)». В этом выпуске, являющемся вводным ко всему изданию, сформулированы основные принципы и методы работы, определены критерии понимания вида и внутривидовых таксонов (в соответствии со взглядами автора, ранее обнародованными в журнальных публикациях). Вы-

пуск содержит несколько измененный и дополненный очерк ботанико-географического районирования Центральной Азии, главнейшим отличием которого от работы 1959 г. были высказанные В. И. флорогенетические соображения по ряду важных групп флоры Центральной Азии. В том включена и замечательная по полноте сводка литературы по флоре и растительности Центральной Азии. Вместе с дополнениями, опубликованными в 1971 г., она представляет уникальный библиографический обзор работ по природе Центральной Азии, которым широко пользуются и ботаники, и биологи других специальностей, и географы. Таким образом, новое издание было предварено замечательным справочным аппаратом. Сама обработка растений Центральной Азии начата В. И. в этом томе с папоротников.

В 1966 г. вышел в свет 2-й выпуск этого издания, так же как и 1-й целиком подготовленный В. И. и содержащий обработку одного из крупнейших семейств флоры — маревых (и краткий анализ ботанико-географических особенностей представителей этого семейства в регионе). В 1970—1977 гг. увидели свет еще 5 выпусков этого издания, в которых опубликованы как обзоры, выполненные крупными специалистами-монографами, привлеченными В. И. к обработке центрально-азиатских коллекций (в том числе Н. Н. Цвелевым — по злакам, Т. В. Егоровой — по осоковым, О. В. Черневой — по губоцветным, Л. И. Ивaниной по норичниковым), так и обработки самого В. И. по *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Orchidaceae*, *Solanaceae* и другим более мелким семействам. В печати находится очередной (8-й) выпуск этого издания, включающий обработки, выполненные в последнее время систематиками, работавшими с В. И.

Казалось бы, что подобное издание требует полного сосредоточения и исключает другие крупные работы. Но В. И. полностью опровергает бытующие представления о работоспособности систематиков и флористов. В те же годы он публикует важный очерк растительного покрова центрально-азиатской части Китая в сводке по физической географии КНР. Одновременно он возобновляет начатое еще В. Н. Сукачевым и И. В. Палибиным издание «Флоры Забайкалья» и прекратившееся на бобовых в 50-х годах. Совместно с сотрудниками он публикует 2 выпуска этой региональной флоры, для которых сам обрабатывает 13 семейств. По результатам своих стационарных исследований в Центральном Казахстане, проведенных в биокомплексных экспедициях, руководимых Е. М. Лавренко, он публикует списки и анализ флоры трех стационарных участков в основных подзонах Центрального Казахстана. Анализ флор, близких к элементарным (конкретным, в смысле А. И. Толмачева) для этих территорий, был и остается поныне единственным.

С 1970 г. В. И. возобновил полевые работы в Монголии. Естественно, что сразу стали поступать многочисленные флористические находки. Изменения состава флоры этой страны потребовали, во-первых, организацию оперативной информации об этих изменениях. В период с 1971 по 1978 гг. В. И. опубликовал 8 дополнений к флоре МНР. Во-вторых, по-прежнему остро ощущалась потребность в пособии для определения растений на всей территории Монголии. Начавшаяся примерно в середине 70-х годов, эта важная работа завершилась в 1982 г. публикацией «Определителя сосудистых растений Монголии».[1] Огромный том объемом 64 печатных листа с прекрасным атласом иллюстраций почти трети видов, включенных в определитель, был почти полностью написан самим В. И. (за исключением обработки бобовых, выполненной монгольскими ботаниками Н. Улзийхутагом и Ч. Санчиром, и полыней — Т. Г. Леоновой). С выходом в свет этой сводки, в которой содержались сведения о 2239 видах из 599 родов сосудистых растений, МНР по уровню флористической обследованности сравнялась с наилучшим образом исследованными странами Азии.

---

[1] За эту работу президиум АН СССР присудил В. И. Грубову в 1987 г. премию им. В. Л. Комарова.

Книга стала настольной для всех ботаников, работающих в МНР или на сопредельных территориях СССР и КНР, и уже вызвала в свою очередь мощный приток флористической информации по Монголии. Выполнение столь объемной работы в короткий срок (наряду с другими крупными трудами) в период, когда у В. И. были и нелегкие обязанности заведующего Гербарием БИН АН СССР,— несомненно явление экстраординарное, и возможным оно стало благодаря огромной работоспособности автора, умноженной на его опыт и эрудицию.

Но именно в эти годы В. И. публикует и серию важных ботанико-географических и флорогенетических обобщений по флоре Центральной Азии и Монголии (Грубов, 1972, 1976, 1980, 1983, 1984). В них он детально рассмотрел вопрос о взаимоотношениях Центральной и Восточной Азии, показал прежде всего глубокое и давнее несходство флор этих регионов, немногочисленность восточноазиатских дериватов во флоре Центральной Азии, нахождение в ряде случаев и в Восточной Азии участков с древней ксерофильной растительностью. В. И. закономерно делает из этих фактов важный (хотя и спорный) вывод об аллохтонности флоры Восточной Азии, о предшествующей на современной территории ее развития аридной палеогеновой (полтавской) флоре. Подметив значительную разницу в палеогеографической обстановке на западе и северо-востоке Центральной Азии, нашедшую отражение и в современной флоре, он отмечает и в том и в другом случае незначительную роль собственно восточноазиатских элементов и категорически отрицает противоположные концепции, развивавшиеся Е. В. Вульфом и М. М. Ильиным. В работах последних лет В. И. детально изучает эндемизм флоры Монголии, подчеркивает как небольшую роль эндемиков в составе этой флоры, так и наличие здесь многочисленных центральноазиатских (общегобийских) эндемиков.

К своему 70-летию В. И. подошел, таким образом, с весомыми результатами. Он автор более чем 130 работ, в том числе 6 монографий, крупнейший знаток аридной флоры Центральной Азии, сумевший не только достойно продолжить традиции широкоизвестных русских ботаников, изучавших растительный мир Азии, но и создать важнейшие обобщающие труды по флоре огромного региона Центральной Азии. Он крупный и авторитетный флорист, сыгравший большую роль в познании не только флоры Центральной Азии, но и Казахстана, Забайкалья, Башкирии. Он оригинальный систематик-монограф, прежде всего работающий по ряду излюбленных еще с молодых лет групп: *Rhamnaceae*, *Valerianaceae*, роду *Leontopodium*, а также *Iris*, *Chenopodiaceae*. Всего В. И. описал 46 новых для науки видов, более 100 надвидовых таксонов (секций, подсекций, рядов и т. п.), выполнил не менее 50 новых номенклатурных комбинаций. Он активный редактор систематических и флористических изданий, среди которых следует отметить, кроме упомянутых выше, «Новости систематики высших растений» (с 1978 г.), «Атлас ареалов деревьев и кустарников СССР» (1977—1986). В последние годы он все больше внимания уделяет подготовке молодых систематиков и флористов, в том числе и монгольских.

Заслуги В. И. Грубова — ветерана Великой Отечественной войны и крупного ученого — отмечены орденами Отечественной войны I степени, Красной Звезды, медалями СССР и медалью «Дружба» МНР. Достижения В. И. как видного систематика растений и флориста нашли отражение в посвящении ему ряда новых растений. Его именем названы 17 видов — *Juncus grubovii* Novikov, *Polygonum valerii* A. Skvorz., *Nanophyton grubovii* Pratov, *Torularia grubovii* Botsch., *Erysimum grubovii* Botsch., *Corydalis grubovii* Mikhailova, *Thermopsis grubovii* Czefr., *Chesneya grubovii* Yakovl., *Oxytropis grubovii* Ulzij., *O. valerii* Vass., *Astragalus grubovii* Sancz., *Seseli grubovii* V. Vinogr. et Sancz., *Limonium grubovii* Lincz., *Ajania grubovii* Muld., *Artemisia grubovii* Filat., *Saussurea grubovii* Lipsch., *Scorzonera grubovii* Lipsch. — и один подвид — *Rhinactinidia eremophyla* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. subsp. *grubovii* Botsch., — а также жук-долгоносик *Phyllobius grubovii* Korotyaev.

В. И. Грубов — член президиума Всесоюзного ботанического общества, член Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Свое 70-летие В. И. Грубов встречает в расцвете творческих сил, на подъеме научной деятельности. Ботаники СССР, МНР и других стран аридной Азии вправе ожидать от него новых научных достижений.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. И. ГРУБОВА

1940. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. — Сов. бот., № 1, с. 84—85.

1949. Монографический обзор рода *Rhamnus* L. s. l. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, Флора и систематика высших растений, вып. 8, с. 241—423.

Сем. Крушиновые — *Rhamnaceae* R. Br. — В кн.: Флора СССР. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 634—674.

Сем. *Rosaceae* — Розоцветные. — В кн.: Флора Забайкалья. Вып. 5. Л.: Изд-во АН СССР, с. 498—539.

1950. К систематике рода *Rhamnus* L. s. l. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 12. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 123—133.

Новый вид рода *Filipendula* Adans. — Там же, с. 112.

Сем. *Rhamnaceae* R. Br. — Крушиновые. — В кн.: Флора БССР. Т. 3. Минск : Изд-во АН БССР, с. 362—371.

1951. Род *Carpinus* L. — Граб. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 353—366.

Род *Corylus* L. — Лещина. — Там же, с. 373—390.

(Рец.). Norlindh T. Flora of the Mongolian steppe and desert areas. Reports from the Scientific expedition to the North-Western provinces of China. Publication 31. XI, Botany 4, Stockholm, 1949. — Бот. журн., т. 36, № 5, с. 542—544.

1952. Еще один вид рода *Rhamnus* L. s. str. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 238—239.

Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием.— Бот. журн., т. 37, № 1, с. 45—64. (Совместно с А. А. Юнатовым).

Сем. Эбеновые — *Ebenaceae* Vent. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 475—483.

1953. Жестер, *Rhamnus*. — В кн.: БСЭ. 2-е изд., т. 23, с. 211—212.

Криштофович А. Н. — Там же, с. 445.

Крушина, *Frangula*. — Там же, с. 533.

Крушиновые, *Rhamnaceae* — Там же, с. 533.

Platanus orientalis L. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 12. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 118—119.

1954. Африкан Николаевич Криштофович (1885—1953). — Бот. журн., т. 39, № 2, с. 305—312. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

О том, как П. А. Мчедлишвили критикует А. Н. Криштофовича. (По поводу статьи П. А. Мчедлишвили «О некоторых принципиальных вопросах палеоботаники как раздела палеобиологии». (Изв. АН СССР. Сер. биол., № 5, 1952). — Бот журн., т. 39, № 3, с. 459—464. (Совместно с Т. Н. Байковской).

Развитие и достижения палеоботаники в СССР (за 1943—1953 гг.). De la paleobotanique en URSS (1943—1953). (Пер. на фр. яз.). — В кн.: Вопросы ботаники. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 491—504, 505—517. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. Платановые — *Platanaceae* Lindl. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 241—256.

Сем. *Valerianaceae* — Валериановые. — В кн.: Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, с. 538—539.

Флора и ботанико-географическое районирование Монгольской Народной Республики. — В кн.: Вопросы географии. Вып. 35. М.; Л.: Изд-во ВГО, с. 172—201.

1955. К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы. — Бот. журн., т. 40, № 6, с. 815—824.

Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 308 с. (Тр. Монгольской комиссии АН СССР, вып. 67).

Новые виды флоры Монголии. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 17. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 3—25.

О датах публикации I и II томов «Перечня растений» Мартина Валя. — Бот. журн., т. 40, № 5, с. 747—748.

Valeriana capitata Pall., *V. officinalis* L., *V. tuberosa* L. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 116—121.

1956. Сем. *Betulaceae*. — В кн.: Ископаемая флора горы Ашутас: Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника, вып. 1, с. 89—98. (Совместно с А. В. Ярмоленко).

Сем. *Ebenaceae*. — Там же, с. 154—155. (Совместно с И. В. Палибиным).

Сем. *Hamamelidaceae*. — Там же, с. 120—124. (Совместно с К. К. Шапаренко).

Сем. *Nyssaceae*. — Там же, с. 151—153. (Совместно с И. В. Палибиным).

Сем. *Tiliaceae*. — Там же, с. 149—151. (Совместно с К. К. Шапаренко).

Сем. *Trochodendraceae*. — Там же, с. 114—116.

Сем. *Ulmaceae*. — Там же, с. 106—113. (Совместно с А. В. Ярмоленко).

(Рец.). О качестве наших региональных флор. (Флора Киргизской ССР. Т. 1—5. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1950—1955). — Бот. журн., т. 41, № 3, с. 421—427.

1957. Был ли К. Фрааз предшественником творческого дарвинизма? (По поводу статьи И. А. Халифмана «Письма К. Маркса о К. Фраазе и некоторые вопросы современной биологии»). (Агробиология, 1956, № 4). — Бот. журн., т. 42, № 3, с. 488—489.

Экзотические растения Закарпатья как показатели климата. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, вып. 11, с. 339—347.

Leontopodium ochroleucum Beauv., *L. leontopodioides* Beauv. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 125—128.

Valeriana tripteris L. — Там же, с. 114.

(Рец.). Возобновление публикации второго издания «Естественных семейств растений», основанного А. Энглером и К. Прантлем. (Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten inbesondere den Nutzplanzen unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten, begründet von A. Engler und K. Prantl. Zweite, stark vermehrte und verbesserte Auflage herausgegeben von Adolf Engler, Hermann Harms und Johannes Mattfeld, Fortgeführt von Hans Melchior und Erich Werdermann. Bd 20d. Angiospermae. . . Berlin: Duncker, Humbolt, 1953). — Бот. журн., т. 42, № 10, с. 1523—1527.

1958. Род Валериана — *Valeriana* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 594—642.

Сем. Валериановые — *Valerianaceae* DC. (Общая характеристика и ключ для определения родов). — Там же, с. 585—587.

Сем. Крушиновые — *Rhamnaceae* R. Br. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 526—607.

Generis *Cystopteris* Benth. species nova ex prov. Tsinghai. *Cystopteris tangutica* Grub. sp. nova. — Acta phytotaxon. Sinica, vol. 7, p. 294—295. (На кит. и лат. яз.).

1959. Два новых вида валерианы с Гималаев. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 342—348.
Маревые Внутренней Монголии, собранные М. П. Петровым в 1957—1958 гг. — Изв. АН ТССР, № 3, с. 82—86.
О новом монгольском поташнике. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 102—104.
Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л.: ВБО. 77 с.
Род Эдельвейс — *Leontopodium* Cass. — В кн.: Флора СССР. Т. 25. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 342—360.
Список растений Джунгарии (Китай), собранных В. С. Моисеенко в 1951—1954 гг. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 531—553.
1960. Несколько замечаний о папоротниках «Флоры СССР». — Там же, т. 20, с. 31—34.
Сем. Эбеновые — *Ebenaceae* Vent. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 383—393.
1961. Два новых вида маревых. — Бот. мат. (Ленинград). Т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 125—129.
Центральная Азия в ботанико-географическом отношении: Обобщающий доклад по работам, представленным на соискание учен. степени доктора биол. наук. Л. 22 с. (АН УзССР. Объединенный ученый совет отд. биол. наук).
1963. Ботанико-географическое районирование Центральной Азии. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 10—69.
Введение. — Там же, с. 5—10.
Материалы к библиографии по флоре и растительности Центральной Азии. — Там же, с. 99—165.
Некоторые уточнения к обработке рода *Valeriana* L. во «Флоре СССР». — Бот. мат. (Ленинград). Т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 220—221.
О роде *Borszczowia* Bge. (Что такое *Suaeda ampullacea* Bge.?). — Там же, с. 100—101.
Папоротники — *Filicales*. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 70—98.
Brachanthemum kasakorum Krasch. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 15. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 88.
Geranium schrenkianum Trautv. — Там же, с. 85.
Potentilla longipes Ldb. — Там же, с. 83.
Vicia tetrasperma (L.) Moench. — Там же, с. 85.
1964. Флора и растительность (Китая). Центрально-азиатская часть страны. — В кн.: Физическая география Китая. М.: Мысль, с. 381—428.
1965. (Grubov V. I.) Plants of Central Asia. Fasc. 1. English edn. Ierusalem: Israel Program for Scientific Translation.
1966. Введение. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 2. Л.: Наука, с. 3—7.
Маревые — *Chenopodiaceae*. — Там же, с. 8—235.
Сем. *Adoxaceae* — Адоксовые. — В кн.: Определитель растений Башкирской АССР. Л.: Наука, с. 399.
Сем. *Amaranthaceae* — Амарантовые. — Там же, с. 190—191.
Сем. *Caprifoliaceae* — Жимолостные. — Там же, с. 397—398.
Сем. *Caryophyllaceae* — Гвоздичные. — Там же, с. 191—201.
Сем. *Ceratophyllaceae* — Роголистниковые. — Там же, с. 207.
Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые. — Там же, с. 180—190.
Сем. *Convolvulaceae* — Вьюнковые. — Там же, с. 346—347.
Сем. *Cuscutaceae* — Повиликовые. — Там же, с. 347—348.
Сем. *Globulariaceae* — Глобуляриевые. — Там же, с. 390—391.

Сем. *Gramineae* — Злаки. — Там же, с. 66—98.
Сем. *Nymphaeaceae* — Кувшинковые. — Там же, с. 207.
Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые. — Там же, с. 391—393.
Сем. *Polygonaceae* — Гречишные. — Там же, с. 173—180.
Сем. *Ranunculaceae* — Лютиковые. — Там же, с. 207—217.
Сем. *Rhamnaceae* — Жестровые. — Там же, с. 303.
Сем. *Rubiaceae* — Мареновые. — Там же, с. 393—397.
Сем. *Valerianaceae* — Валериановые. — Там же, с. 399—402.

(Рец.). Попов М. Г., Бусик В. И. Конспект флоры побережий озера Байкал. Л.: Наука, 1965. — Бот. журн., т. 51, № 10, с. 1523—1526. (Совместно с В. П. Бочанцевым, С. Ю. Липшицем).

1967. (Рец.). Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. Л.: Наука, 1966. — Бот. журн., т. 52, № 6, с. 889—892. (Совместно с В. П. Бочанцевым, С. Ю. Липшицем).

(Рец.). Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. — Бот. журн., т. 52, № 1, с. 132—137. (Совместно с В. П. Бочанцевым, С. Ю. Липшицем, С. К. Черепановым).

1968. Новый вид ясколки из Башкирии. — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 5. Л.: Наука, с. 104—105.

Памяти Александра Афанасьевича Юнатова (25 XII 1909—24 X 1967). — Бот. журн., т. 53, № 10, с. 1493—1500. (Совместно с Е. М. Лавренко).

1969. Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР. — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 6. Л.: Наука, с. 29—37.

Состав и анализ флоры сухостепного, пустынностепного и пустынного стационаров. — В кн.: Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука, с. 230—262.

1970. Введение. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 3—6.

Сем. *Solanaceae* Juss. — Там же, с. 96—110.

Сем. *Verbenaceae* Jaume. — Там же, с. 7.

Suaeda acuminata (C. A. M.) Moq., *S. corniculata* (C. A. M.) Bge., *S. prostrata* Pall., *Climacoptera korshinskyi* (Drob.) Botsch., *Salsola paulsenii* Litw., *Horaninovia ulicina* Fisch. et Mey., *Anabasis salsa* (C. A. M.) Benth., *A. truncata* (Schrenk) Bge. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 18. Л.: Наука, с. 64—67.

1971. Введение. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 6. Л.: Наука, с. 3—4.

Материалы к библиографии по флоре и растительности Центральной Азии. Доп. 1. — Там же, с. 71—82.

Новое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 56, № 11, с. 1641—1643.

1972. Взаимоотношение флор Центральной и Восточной Азии. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 24. Л.: Наука, с. 86—93.

Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики». — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 9. Л.: Наука, с. 270—298.

Новые и ранее неизвестные для флоры Монгольской Народной Республики виды. — Бот. журн., т. 57, № 12, с. 1591—1594.

1973. *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring — эдификатор. — Бот. журн., т. 58, № 12, с. 1807—1808. (Совместно с Н. Улзийхутагом).

1974. Новое пополнение списка флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 59, № 2, с. 280—282.

1975. Пятое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 60, № 7, с. 956—957.

Сем. *Callitrichaceae* Link — Болотниковые. — В кн.: Флора Забайкалья. Вып. 7. Л.: Наука, с. 687.

Сем. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные. — Там же, с. 682—687.

Сем. *Haloragaceae* R. Br. — Сланоягодниковые. — Там же, с. 719.

Сем. *Hippuridaceae* Link — Хвостниковые. — Там же, с. 719.

Сем. *Lythraceae* Jaume — Дербенниковые. — Там же, с. 715.

Сем. *Malvaceae* Juss. — Мальвовые. — Там же, с. 692—695.

Сем. *Onagraceae* Juss. — Кипрейные. — Там же, с. 716—718.

Сем. *Rhamnaceae* R. Br. — Жестровые. — Там же, с. 691—692.

Сем. *Trapaceae* Dum. — Водноореховые. — Там же, с. 719.

Снова о *Gymnocarpium* Newn. в Восточной Сибири. — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 12. Л.: Наука, с. 5—6.

1976. Восточноазиатские дериваты во флоре Центральной Азии. — Бот. журн., т. 61, № 1, с. 32—38.

Итоги флористических исследований в МНР за последние два десятилетия (1955—1974 гг.). — В кн.: Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. 8. Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука, с. 7—17.

Шестое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 61, № 12, с. 1751—1753.

Proposal for conservation of the genus name *Eurotia* Adan. against *Axyris* Linn. — Taxon, vol. 25, N 2—3, p. 362.

1977. Введение. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 7. Л.: Наука, с. 3—5.

Новые данные о *Mannagettaea hummelii* H. Smith. — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 14. Л.: Наука, с. 206—209.

Седьмое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 62, № 9, с. 1309—1311.

Сем. *Amaryllidaceae* Jaume. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 7. Л.: Наука, с. 88.

Сем. *Dioscoreaceae* R. Br. — Там же, с. 87.

Сем. *Iridaceae* Juss. — Там же, с. 88—102.

Сем. *Liliaceae* Juss. (исключая род *Allium* L., обработанный Т. В. Егоровой). — Там же, с. 7—18, 67—87.

Сем. *Orchidaceae* Juss. — Там же, с. 102—117.

(Рец.). Японская популярная ботаническая энциклопедия. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 89, вып. 3, с. 150—151.

1978. Три новых вида из Монголии. — Бот. журн., т. 63, № 3, с. 363—366.

1979. Восьмое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., т. 64, № 3, с. 403—405.

1980. Итоги и перспективы изучения флоры МНР. — В кн.: Тез. докл. совместной советско-монгольской биол. компл. экспедиции. Улан-Батор, с. 26—28. (Совместно с Н. Улзийхутагом).

Сем. Маревые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М.: Просвещение, с. 374—382.

Сем. *Gentianaceae* Juss. — Горечавковые. — В кн.: Флора Забайкалья. Вып. 8. Л.: Наука, с. 797—811.

Сем. *Menyanthaceae* G. Don — Вахтовые. — Там же, с. 811—813.

Сем. *Plumbaginaceae* Juss. — Свинчатковые. — Там же, с. 794—797.

Сем. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные. — Там же, с. 783—794.

1981. Сем. Валериановые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. М.: Просвещение, с. 378—382. (Совместно с А. Е. Бородиной).

Сем. Крушиновые. — Там же, с. 332—335.

1982. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л.: Наука. 442 с.

1983. Эндемизм во флоре Монголии. — В кн.: Symposium «Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik». Thesen. Halle (Saale), S. 48—50.

1984. К творческой биографии Сергея Юльевича Липшица. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 89, вып. 3, с. 149—163. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

Эндемичные виды флоры Монгольской Народной Республики. — В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 21. Л.: Наука, с. 202—220.

(Рец.). An enumeration of the vascular plants of Xizang (Tibet). Перечень сосудистых растений Тибета. 1980? (На кит. яз.). — Бот. журн., т. 69, № 9, с. 1276—1278.

1986. Роды *Rhamnus*, *Frangula*. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 3. Л.: Наука, с. 79—83.

СПИСОК КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. И. ГРУБОВА

Миркин М. Б., *Манибазар Н.*, *Гареева Л. М.* и др. Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1980.

Новости систематики высших растений. Т. 16—23. Л.: Наука, 1979—1986.

Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

Растения Центральной Азии. Вып. 1—7. Л.: Наука, 1963, 1966—1968, 1970, 1971, 1978.

Связева О. А. Деревья и кустарники Ленинграда. Л.: Наука, 1983.

Связева О. А., *Соколов С. Я.*, *Кубли В. А.* и др. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, т. 1, 1977; т. 2, 1980; т. 3, 1986.

Список растений Гербария флоры СССР. Т. 25. Л.: Наука, 1986.

Флора Забайкалья. Вып. 7, 8. Л.: Наука, 1975, 1980.

Р. В. Камелин, *Н. Улзийхутаг*, *И. А. Губанов*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор,
Московский государственный университет.

Получено 25 II 1987.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ПАМЯТИ ТАТЬЯНЫ ИВАНОВНЫ СЕРЕБРЯКОВОЙ (22 VI 1922—30 XI 1986)

I. S. MIKHAILOVSKAYA, A. G. ELENEVSKY, T. G. SOKOLOVA. IN THE MEMORY OF TATYANA IVANOVNA SEREBRYAKOVA (22 VI 1922—30 XI 1986)

После тяжелой болезни ушла из жизни Татьяна Ивановна Серебрякова, замечательный человек, известный советский ученый-ботаник. Доктор биологических наук, профессор, коммунист Т. И. была в полном расцвете своих творческих сил. Более 10 лет она заведовала кафедрой ботаники Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (МГПИ), отдавая все знания и способности любимой науке — экологической морфологии растений, — воспитанию и подготовке студентов и аспирантов, будущих учителей школы и преподавателей техникумов.

Много лет Т. И. состояла членом Московского общества испытателей природы, Всесоюзного ботанического общества, членом редколлегии ряда ботанических журналов и изданий, многих научных, ученых, научно-методических советов министерств просвещения СССР и РСФСР, экспертом отдела ботанических наук ВАК СССР и др. Она активно способствовала развитию советской ботанической науки и повышению уровня подготовки научных и педагогических кадров страны.

В лице Т. И. Серебряковой отечественная ботаника потеряла крупного талантливого ученого морфолога-эволюциониста, творчески разрабатывающего экологическую морфологию растений исходя из анализа огромного фактического материала по динамике развития жизненных форм конкретных видов растений. Она обобщала и передавала своим ученикам в ясной, доступной форме сложнейшие закономерности развития и поведения растений, заинтересовывая и увлекая их. Авторитет Т. И. был очень высок как среди сотрудников кафедры, факультета, студентов и аспирантов, так и у постоянных ее слушателей — преподавателей, а также у коллег — отечественных и зарубежных ботаников.

Научная и педагогическая работа Т. И. была тесно связана с ее широкой общественной деятельностью на кафедре, факультете, в институте и за его стенами. Она отличалась умением контактировать с людьми, была очень требовательной и принципиальной в работе, энергичной и жизнерадостной. Доступность в общении, доброжелательность, стремление помочь советом — все эти качества вызывали большое уважение к Т. И. у всех соприкасавшихся с ней. Она была прекрасным организатором, душой кафедры, внимательным и умелым руководителем, чутким и отзывчивым товарищем. С Т. И. интересно было работать, общение с ней вдохновляло и обогащало.

Т. И. родилась 22 июня 1922 г. в Москве. Еще школьницей она заинтересовалась растениями и с 1933 г. стала активной участницей кружка юных натуралистов при Ботаническом саде Московского государственного университета (МГУ), организатором которого был замечательный ботаник А. В. Кожевников. Уже в то время начали формироваться ее ботанические интересы. В 1939 г. она поступила на биофак МГУ, а с 1941 г. совмещала учебу с работой лаборанта

в университетском ботаническом саду, где оставалась до 1948 г. Большое влияние на научные интересы Т. И. оказал крупный морфолог-эволюционист К. И. Мейер. В 1944 г. Т. И. окончила университет по кафедре геоботаники, которую возглавлял проф. В. В. Алехин.

В 1942 г. Т. И. стала женой, другом и соратником И. Г. Серебрякова, впоследствии известного советского морфолога растений. Она была постоянным оппонентом идей Серебрякова, первым читателем и критиком его работ, активным продолжателем его исследований и того научного направления, которое стали называть в 70-х годах «школой И. Г. Серебрякова».

В первых научных работах Т. И. исследовала ритмы развития и побегообразования оранжерейных растений. Ее первая статья (1948), посвященная памяти А. В. Кожевникова, отражала интересы автора к онтогенезу побега, к почке как фазе его развития и вопросам ритмичности жизненных процессов растений в связи со структурой побеговой системы.

С 1949 г. Т. И. работала редактором «Учпедгиза» (ныне издательство «Просвещение»). В 1952 г. проф. А. А. Уранов, заведующий кафедрой ботаники МГПИ, высоко ценивший деловые качества и творческие возможности Т. И., пригласил ее на должность ассистента. С тех пор педагогическая и общественно-научная деятельность Т. И. была связана с этим институтом. Здесь она формируется как ученый и блестящий педагог, пройдя все этапы развития вузовского преподавателя — от ассистента до профессора; в 1955 г. Т. И. вступает в ряды КПСС. После смерти А. А. Уранова (1974) Т. И. была назначена заведующей кафедрой ботаники, которой успешно руководила до последних дней своей жизни.

В 1953 г. Т. И. блестяще защитила кандидатскую диссертацию, посвященную биологии и морфологии растений пойменных лугов р. Оки. Итоги этой большой работы отражены в ее публикации 1956 г., которая была одной из первых в серии исследований ритмов сезонного развития растений в разных природных зонах СССР, проведенных по единой методике под руководством Серебрякова. Кроме того, в ней были выявлены биологические и морфологические признаки растений разных видов, от которых зависит их реакция на выпас и скашивание. Прекрасная диссертация Т. И. предвосхитила работы многих других исследователей в этой области.

Особое внимание Т. И. привлекли злаки — группа растений, очень трудная для изучения, но очень важная для умеренной зоны с ботанико-географической, ценотической и прикладной точек зрения. Это определило содержание следующего периода ее научной деятельности, отраженной в большой серии статей и докторской диссертации, защищенной в 1967 г. В ней и в монографии «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков» (посвященной памяти И. Г. Серебрякова), вышедшей в 1971 г. и удостоенной премии МОИП, Т. И. использовала материалы почти 20-летних своих наблюдений. В этих трудах рассмотрены злаки, разнообразные и в систематическом, и в экологическом отношениях; объяснены и уточнены многие морфологические понятия, введены новые. На первый план в работе выступают динамические признаки вегетативной сферы растущих растений, центральное место среди которых занимает побегообразование (а также жизнь и функции апексов и почек). Особое внимание уделено изменению жизненных форм различных злаков в онтогенезе. Т. И. впервые анализирует комплексы коррелирующих между собой признаков жизненных форм у разных групп злаков, их место в онтогенезе и сезонность проявления. Все изученные комплексы признаков (на основе критического анализа данных филогенетиков) оценены с эволюционной точки зрения. В результате Т. И. построила оригинальную эволюционную классификацию жизненных форм злаков и показала ход их эволюции в отдельных конкретных таксонах. Монография Т. И. Серебряковой на эту тему (1971) была первой по времени и выдающейся по качеству.

Во время тяжелой и неизлечимой болезни И. Г. Серебрякова с 1956 по 1969 гг. Т. И. была незаменимой его помощницей при подготовке и оформлении ряда публикаций. Многие рисунки к его монографии сделаны ее рукой. Можно с уверенностью сказать, что если бы не ее моральная поддержка и помощь (это подчеркивал и сам Серебряков, см. Предисловие к книге «Экологическая морфология растений», 1962), ему вряд ли удалось плодотворно работать в последний период жизни.

Дальнейшие труды Т. И. представляют собой не только глубокий анализ огромного фактического материала, но и теоретический синтез, обобщение как оригинальных, так и литературных данных по проблемам эволюционной и экологической морфологии растений. Этот период начинается статьей, написанной в соавторстве с Серебряковым (1969), и работами о двух основных типах большого жизненного цикла у цветковых растений (1970, 1971). Обобщив данные по ритмам сезонного развития, собранные учениками Серебрякова, Т. И. определила их место в новом направлении экологической морфологии — биоритмологии — и выявила ряд закономерностей изменения ритма развития сообществ в разных природных зонах.

В области теоретической морфологии растений Т. И. принадлежат уточнение и разъяснение термина «жизненная форма» (1980). Она объясняет значение термина «поведение растения» и приводит аргументы в пользу его применения. Основное же внимание в этот период было направлено на проблемы теоретической морфологии, в частности на моделирование структур и процессов. Она определяет понятие «модель побегообразования» растения. Большое внимание Т. И. продолжает проявлять к эволюционным вопросам. Она подчеркивает эволюционные следствия ограниченности числа архитектурных моделей — разное положение одного признака в эволюционном ряду и конвергентное происхождение дефинитивных структур в разных таксонах.

Т. И. была не только талантливым исследователем и ученым, но и замечательным педагогом и лектором. Ее педагогическая работа всегда отличалась творческим подходом, лекции были глубокими по содержанию, пронизаны эволюционными идеями и связаны с вопросами охраны природы, стоящими перед современным обществом. Она читала много курсов по анатомии и морфологии, по экологической морфологии и ряд спецкурсов. Последние базировались на оригинальных материалах. Лекции были увлекательными по форме, интересными и доходчивыми, всегда сопровождались прекрасными, четкими рисунками, схемами, таблицами. Большой популярностью пользовались лекции Т. И. на факультете повышения квалификации преподавателей ботаники пединститутов при МГПИ им. В. И. Ленина, которые она читала в течение более 15 лет.

Весь свой большой опыт по проведению курсов анатомии и морфологии Т. И. вложила в новый современный учебник по ботанике для педвузов (1978). В этом коллективном труде, задачей которого было повысить уровень подготовки будущих учителей и научных сотрудников, Т. И. являлась одним из ведущих авторов. В 1986 г. его готовили к переизданию. Свой раздел учебника Т. И. закончила за несколько недель до смерти.

В 1978—1986 гг. Т. И. выступает в качестве одного из организаторов, инициаторов и самого активного участника «морфологических школ», которые проводились по линии Научного совета АН СССР по проблеме «биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» для повышения квалификации преподавателей вузов и молодых научных сотрудников. Проводившиеся «школы» были очень популярны и привлекали большое число слушателей.

С 1968 г. Т. И. руководила аспирантами кафедры ботаники. С этого времени у нее закончили аспирантуру не менее 30 человек.

В течение многих лет Т. И. на общественных началах была заместителем декана факультета по науке, а также с 1975 г. возглавила научное руководство

ботаническим отделом проблемной биологической лаборатории факультета, успешно работающей в области популяционной экологии растений.

В течение трех лет она участвовала в работе оргкомитета XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде (1975), в рамках которого вместе с И. В. Борисовой была организатором симпозиума «Структура и эволюция цветковых растений», а затем докладчиком и активным участником его работы.

С 1985 г. Т. И. являлась организатором и руководителем одной из секций XIV Международного ботанического конгресса.

В последние годы жизни Т. И. много времени уделяла практической и научно-методической помощи средней школе, была душой и руководителем авторского коллектива, выпустившего 2 серии таблиц по ботанике для 5-го класса (Изд-во «Просвещение», 1983, 1985). Ею создан проспект и написан ряд глав для пробного школьного учебника по ботанике, работу над которым продолжают ее коллеги. Неоднократно Т. И. участвовала в обсуждении проектов школьных программ, высказывала в их адрес ценные критические замечания. Активно работала Т. И. в редколлегии журнала «Биология в школе», где опубликовала ряд статей, в том числе большой обзор «Современная ботаника: проблемы и перспективы» (1985). Много времени и сил Т. И. отдала написанию статей для БСЭ (3-е изд.), «Биологического энциклопедического словаря», где состояла научным редактором-консультантом.

Т. И. как морфолог внесла большую лепту в развитие отечественной и мировой ботанической науки. Она много сделала для развития и углубления эколого-морфологических фундаментальных знаний и повышения культуры биологов-учителей средней школы и преподавателей вузов.

Татьяны Ивановны Серебряковой нет, но светлая память о ней, ее дело и труды навсегда останутся с нами. Они служат стимулом дальнейшего развития эволюционной морфологии растений.

ОСНОВНЫЕ ОПУБЛИКОВАННЫЕ РАБОТЫ Т. И. СЕРЕБРЯКОВОЙ ПОСЛЕ 1981 г.[1]

1982. Программа по ботанике для студентов пед. ин-тов. (Отв. ред.). Вып. 6. М.: Просвещение, с. 6—36.

1983. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 3. (Отв. ред.). М.: МГПИ им. В. И. Ленина. 79 с.

Некоторые результаты и перспективы изучения жизненных форм растений. — В кн.: Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов пед. институтов. Пермь: Перм. гос. пед. ин-т, с. 7—11.

О некоторых модусах морфологической эволюции растений. — Журн. общ. биологии, т. 46, № 5, с. 579—593.

Почка как этап онтогенеза побега. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 232—233.

Таблицы по ботанике для 5 кл. средней школы. I серия: Вегетативные органы растения. М.: Просвещение. (Совместно с М. А. Гуленковой, Л. Н. Дорохиной, Н. И. Шориной).

1984. К использованию таблиц по ботанике на уроках в школе. — Биология в шк., № 6, с. 33—42.

Метаморфоз растений: онтогенетический и эволюционный аспекты. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 89, с. 94—102.

---

[1] Список основных работ Т. И. Серебряковой по 1981 г. включительно опубликован в Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 3, в статье «К шестидесятилетию Татьяны Ивановны Серебряковой». Настоящий список, так же как и предыдущий, составлен В. А. Матвеевичевой.

Модели побегообразования и жизненные формы в роде фиалка. — Бот. журн., т. 69, № 5, с. 729—742. (Совместно с Т. В. Богомоловой).

Учебно-полевая практика по ботанике. — В кн.: Программа для пединститутов. (Отв. ред.). М.: Просвещение, сб. № 7, с. 28—47.

Является ли семя органом растения? — Биология в шк., № 3, с. 5—11. (Совместно с П. И. Гупало).

1985. Деякі актуальні проблемы екологичної морфології рослин. — Укр. бот. журн., т. 42, № 1, с. 1—8.

(Рец.) Best H. et al. Botanik. 3. Aufl. 1984. — Новые книги за рубежом. Серия В, № 5, с. 37—39.

Современная ботаника: проблемы и перспективы. — Биология в шк., № 4, с. 14—22.

Таблицы по ботанике для средней школы. II серия: Размножение растений. М.: Просвещение. (Совместно с М. А. Гуленковой, Л. Н. Дорохиной, Н. И. Шориной).

1986. Биологический энциклопедический словарь. (Науч. консультант и автор более 30 статей). М.: Сов. энциклопедия.

Ботаника. Ч. 1. (Пер. на молдавский язык). Кишинев: Луглина. 450 с. (Совместно с А. В. Васильевым, Н. С. Ворониным, А. Г. Еленевским).

Об эволюции побегообразования и жизненных форм в роде *Viola* L. — В кн.: Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, с. 72—73. (Совместно с Т. В. Богомоловой).

Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*). — Бот. журн., т. 71, № 2, с. 154—167. (Совместно с Н. Р. Павловой).

Программы по ботанике для пединститутов. (Отв. ред.). Вып. 12. М.: Просвещение, с. 5—32.

1987. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. — В кн.: Ритм развития и морфогенез высших растений. Межвуз. сб. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, с. 3—18.

И. С. Михайловская, А. Г. Еленевский, Т. Г. Соколова.

Московский государственный педагогический институт.

Получено 13 IV 1987.

УДК 92 (47+57)

Бот. журн., т. 73, № 5

ЛЮДМИЛА АНДРЕЕВНА КУПРИЯНОВА (1914—1987)

V. F. TARASEVICH. LYUDMILA ANDREYEVNA KUPRIANOVA (1914—1987)

13 января 1987 г. на 73-м году жизни скоропостижно скончалась известный советский ученый-ботаник, председатель палинологической секции ВБО, заведующая группой палинологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, доктор биологических наук Людмила Андреевна Куприянова.

50 лет своей творческой жизни Л. А. отдала палинологии и систематике растений. Более 200 научных работ по вопросам систематики высших растений, морфологии пыльцы в связи с происхождением и эволюцией цветковых растений, а также историей флор, опубликованных в отечественных и зарубежных

изданиях, явились неоценимым вкладом в советскую и мировую науку. Широкую известность принесли Л. А. труды по морфологии пыльцы однодольных растений, палинологии сережкоцветных, а также трехтомное издание «Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР», одним из авторов и ответственным редактором которого она являлась.

Л. А. родилась в Петрограде 27 июня 1914 г. в семье служащего государственного банка. В 1931 г. окончила восьмилетнюю трудовую школу Ленинграда, а затем после трехлетнего обучения в школе по подготовке кадров научно-технических работников при Академии наук СССР, приравненной к техникуму, была оставлена препаратором в Отделе систематики и географии растений Ботанического института. С этого времени и началась ее плодотворная деятельность как систематика. Выполняя обязанности препаратора, а затем лаборанта, она проявляла большую инициативу в овладении методами научно-исследовательской работы в области флористики и систематики растений. В 1936 г. вышла из печати ее первая научная статья, посвященная *Linaria odora*.

С 1935 по 1947 гг. Л. А. участвует в четырех экспедициях, организованных БИНом, в Туркмению, на Нижнюю Волгу, Джунгарский Алатау и по Ленинградской обл. В этот период она работает в основном как систематик. Как один из авторов Л. А. принимает участие в коллективном многотомном труде БИНа «Флора СССР». Для этого издания она обработала целый ряд родов, таких как пустырник, панцерия, глехома, льнянка, лядвенец и другие, в составе которых описала новые виды, получившие признание в ботанической науке. Л. А. проявила себя как тонкий наблюдатель и неутомимый исследователь. Большую роль в становлении ее как ученого сыграли известные ботаники В. Л. Комаров, П. А. Баранов, С. В. Юзепчук.

Одновременно Л. А. обратилась к палинологии — молодой, еще мало разработанной, но перспективной отрасли морфологии растений, которая насчитывала в то время даже в мировом масштабе очень ограниченное число специалистов. В первой работе по морфологии пыльцы, опубликованной Л. А. в 1940 г., приводились результаты исследования некоторых родов семейства розоцветных, а в 1948 г. вышла из печати большая и весьма важная работа, посвященная пыльце однодольных растений, сделавшая Л. А. признанным авторитетом в палинологической науке. В ней Л. А. показала, что однодольные не являются однородной монофилетической группой растений, а в их развитии выделяются три независимые линии, две из которых связаны с двудольными, а одна с однодольными. Эта работа была защищена ею как кандидатская диссертация. Нужно заметить, что, будучи человеком талантливым и энергичным, Л. А., не имея законченного высшего образования, смогла написать кандидатскую работу, однако только после окончания в 1953 г. Ленинградского педагогического института им. М. Н. Покровского была допущена к защите.

Охват большого материала, тщательный анализ полученных результатов позволили Л. А. создать свою филогенетическую систему однодольных растений, основанную на морфологических признаках пыльцевых зерен, которая вошла наряду с другими системами известнейших ботаников в книгу М. Ф. Сахокиа «Обзор новейших филогенетических систем» и сохранила свое научное значение до настоящего времени. Хочется отметить, что как человек, одаренный художественными способностями, она сама прекрасно исполняла рисунки к своим работам.

Исследованиями Л. А. были заложены основы нового направления в Ботаническом институте — изучение морфологии пыльцевых зерен цветковых растений в связи с вопросами систематики, филогении и историей флор, которое она возглавляла многие годы и которое в настоящее время развивают ее ученики.

Интерес к научным исследованиям Л. А., проявленный зарубежными учеными, выразился в том, что в 1954 г. она была приглашена на VIII Международный ботанический конгресс, состоявшийся в Париже, где была избрана вице-

президентом секции палинологии. Вместе с группой советских ученых она совершила путешествие по Франции и Французской Гвинее. Позже, в 1959 г., Л. А. приняла участие в работе IX Международного ботанического конгресса в Монреале, где была избрана в Международный комитет по палеоботанической номенклатуре, а также участвовала в работе XXII Международного геологического конгресса в Индии (1964), XXIII — в Чехословакии (1968) и Международной палинологической конференции в Нидерландах (1967).

Л. А. много и плодотворно трудилась, разрабатывая актуальные, имеющие теоретическое и практическое значение проблемы палинологии. Еще раньше, работая некоторое время в лаборатории палеоботаники, она начала заниматься изучением ископаемой пыльцы из пищи березовского мамонта, а позже исследовала третичную пыльцу из Ашутаса и лигнитовых глин оз. Смолино и поэтому хорошо представляла себе трудности, с которыми сталкиваются в своей работе палеопалинологи при определении ископаемой пыльцы из отложений. Л. А. понимала, что для того чтобы палинологические данные с успехом могли быть использованы не только для целей систематики и филогении, но и для установления возраста осадочных отложений, реконструкции флор и растительности прошлых эпох, необходимо выяснение видовой принадлежности ископаемых пыльцевых зерен. Определения же и описания ископаемой пыльцы возможны только на основе больших коллекций препаратов пыльцы и спор современных растений. Поэтому Л. А. приложила много труда для организации в Ботаническом институте центральной споротеки. Начиная с момента основания в 1953 г. споротека в течение многих лет пополнялась новыми препаратами пыльцы и спор из многих семейств современных растений как на базе Гербария Ботанического института, так и в результате сбора пыльцы в природе. Для этих целей Л. А. с сотрудниками группы палинологии регулярно выезжала в командировки в различные районы СССР. Можно упомянуть Крым, Прибалтику, Карпаты, Татарию, давшие обильный пыльцевой материал для коллекции. Кроме того, ею был налажен постоянный обмен пыльцевым материалом с отечественными и зарубежными палинологами. В настоящее время споротека БИНа является крупнейшей в СССР — включает почти 21 тыс. препаратов.

В 1964 г. Л. А. защитила докторскую диссертацию на материале монографии «Палинология сережкоцветных». Интерес к сережкоцветным объяснялся тем, что они являются крупнейшей и узловой группой в системе покрытосеменных растений. В их состав входят многие древесные лесообразующие породы. Работа была своевременной и имела не только большое научное значение, но и практическое, а именно использование при спорово-пыльцевом анализе. Отсутствие достаточных сведений о пыльце современных растений и особенно древесных тормозило развитие палинологии и ее практическое применение. Обширный иллюстративный материал, содержащийся в работе, имел целью помочь палинологам-аналитикам в их определениях пыльцы из третичных и четвертичных отложений.

Вместе с тем работа Л. А. по-новому осветила некоторые вопросы систематики и филогении этой обширной и важной группы. Своими исследованиями она показала, что сережкоцветные не являются генетически однородной группой: это объединение их искусственное и объясняется наличием черт подобия, связанных с ветроопылением.

Авторитет Л. А. в исследованиях морфологии пыльцы, естественно, способствовал тому, что она стала постоянным консультантом многих советских и зарубежных специалистов-палинологов. Мировая научная общественность высоко оценила деятельность Л. А., присудив ей, первой из палинологов мира, в 1967 г. золотую медаль имени Гуннара Эрдтмана, учрежденную Палинологическим обществом Индии.

К крупным достижениям Л. А. относятся работы об эволюции апертур пыльцевых зерен у покрытосеменных растений и эволюционных уровнях в мор-

фологии пыльцы и спор. Широкий кругозор ученого и прекрасное знание морфологии современных и ископаемых пыльцы и спор позволили ей выявить основные этапы в их развитии, связанные с геологической историей Земли. Они соответствуют трем эволюционным уровням: первому — палеозойскому, которому свойственны щелевые апертуры; второму — мезозойскому, с ним связано появление дистальных бороздных апертур; третьему — кайнозойскому, для которого характерны экваториальные сложные апертуры. Двудольные и однодольные представляют собой две независимые линии развития.

Сочетание знаний и интуиции систематика и палинолога-морфолога способствовали появлению целого ряда работ Л. А. по морфологии пыльцы отдельных родов и семейств в связи с их систематикой, филогенией и историей, таких как *Liquidambar*, *Nelumbo*, *Convallaria*, *Cousinia*, *Allium*, *Chloranthaceae* и других, выполненных с использованием сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов, внесших много нового и ценного в изучение этих объектов. Ее интересовали вопросы прикладного применения палинологии в связи с увеличением числа людей, страдающих аллергическими заболеваниями — поллинозами.

Размах работ по пыльцевому анализу и быстрое развитие его в 60-х годах потребовали пособий для определения пыльцы и спор из отложений. Поэтому в связи с обращением в Академию наук СССР Министерства геологии и охраны недр под руководством Л. А. и при ее участии была начата работа над трехтомным изданием «Пыльца и споры растений европейской части СССР», последний том которого вышел в 1983 г. Оно содержит описание пыльцевых зерен около 900 видов наиболее типичных растений всех растительных зон, а также обычных культурных растений и сорняков. Эти три тома стали настольными книгами палинологов-морфологов и палеопалинологов.

В течение 30 лет (начиная с 1956 г., с момента образования палинологической секции Всесоюзного ботанического общества) Л. А. была ее бессменным председателем. На заседаниях секции обсуждались кандидатские и докторские диссертации, а также доклады по разным вопросам палинологии не только советских, но и зарубежных ученых. На страницах «Ботанического журнала» регулярно печатались отчеты о работе секции. Л. А. подготовила 7 кандидатов и одного доктора наук. За научной помощью и советами к ней обращались и начинающие палинологи, и опытные специалисты со всех концов СССР; и многие, пользовавшиеся ее консультациями и поддержкой, считали себя ее учениками. Л. А. поддерживала широкие научные связи с советскими и зарубежными палинологами. Она являлась постоянным консультантом и рецензентом работ палинологов Армении, Азербайджана, Туркмении, Таджикистана, Украины, была связана с московскими палинологами Е. Д. Заклинской, Н. А. Болховитиной, А. Н. Сладковым, Н. Р. Мейер и др.

Необходимо отметить активную роль Л. А. в популяризации палинологической науки. На многие выходившие из печати работы она публиковала рецензии, а также привлекала для этого других палинологов.

Авторитет Л. А. как прекрасного палинолога-морфолога нашел признание в мировых общественных кругах — она была членом редакционных советов четырех иностранных журналов: «Pollen et Spores» (Франция), «Review of Palaeobotany and Palynology» (Нидерланды), «Journal of Palynology», «Palynological Bulletin» (Индия).

Л. А. была человеком общительным, доброжелательным и обаятельным. Вокруг нее всегда создавалась атмосфера особой приподнятости, она заражала своей энергией и любовью к науке.

Смерть Людмилы Андреевны Куприяновой — невосполнимая потеря для ботанической науки и для близко знавших ее людей. В нашей памяти Людмила Андреевна навсегда останется как талантливый и неутомимый исследователь,

организатор и лидер палинологической науки, человек большого ума и большой души.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1936. Заметка о *Linaria odora* (M. B.) Chav. и ее распространении. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 2, с. 295—304.

О расах *Linaria macroura* M. B. и *L. buriatica* Turcz. — Сов. бот., № 4, с. 112—117.

О степном подорожнике, известном под названием *Plantago media* var. *urvilliana* Rap. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 3, с. 277—281.

1937. *Linaria popovii* Kupr. (В статье: Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий). — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 4, с. 319.

Новый однолетний лядвенец. — Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР, т. 7, вып. 1, с. 37—39.

Род лядвенец — *Lotus* L. — В кн.: Флора Таджикистана. V. Бобовые. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 208—211.

1939. С. А. Невский (некролог). — Сов. бот., № 5, С. 126—127. (Совместно с С. В. Юзепчуком).

1940. О пыльце некоторых розоцветных. — Сов. бот., № 3, с. 87—94.

1941. Род лядвенец — *Lotus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 11. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 284—297.

1945. О пыльце однодольных растений. — Сов. бот., т. 13, № 3, с. 38—46.

1946. (Критический реферат). Erdtman G. An introduction to pollen analysis. 1943. — Природа, № 9, с. 87—88.

1947. Новый вид льнянки из Азербайджана (*Linaria grossheimii* Kupr. et Rzazade). — Докл. АН АзССР, т. 3, № 10, с. 452—453. (Совместно с Р. Я. Рзазаде).

1948. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса). — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 7, с. 163—262.

О роде *Glechoma* и его видах. — Бот. журн., т. 33, № 2, с. 230—238.

1949. Новые виды льнянок из Средней Азии. — Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР, т. 11, с. 160—162.

Новые виды пустырника — *Leonurus*. — Там же, с. 134—138.

№ 3335. *Lotus frondosus* Freyn. — Список растений гербария флоры СССР, т. 11, вып. 67, с. 74—75.

№ 3464. *Stachys chinensis* Bge. — Там же, вып. 70, с. 143—144.

№ 3465. *S. germanica* L. — Там же, с. 144.

№ 3466. *Betonica officinalis* L. — Там же, с. 144.

№ 3470. *Linaria buriatica* Turcz. — Там же, с. 147.

№ 3471. *L. incompleta* Kupr. — Там же, с. 147.

1950. Морфолого-географические и палинологические данные к познанию родов подтрибы гнафалиевых. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 9, с. 7—37. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

Род *Convallaria* L. — В кн.: Ядовитые растения лугов и пастбищ СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, с. 95—98.

Систематический обзор льнянок СССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 9, с. 38—70.

1951. Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. — Бот. журн., т. 36, № 3, с. 258—269.

О среднеазиатской глухой крапиве. — Бот. матер. Герб. Бот. ин-та, т. 14, с. 343—347.

1953. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л. 18 с.

Обзор и перспективы работ по морфологии пыльцы покрытосеменных растений. — В кн.: Спорово-пыльцевая конференция 1953 г.: Тез. докл. Л.: Всесоюз. науч.-иссл. геол. ин-т, с. 53—56.

Род *Panzeria* Moench. и его виды. — Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР, т. 15, с. 349—368.

1954. Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительных остатков пищи березовского мамонта). — ДАН СССР, т. 95, № 6, с. 1313—1316. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

Палинологические данные к филогении класса однодольных растений. — В кн.: Вопросы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 113—119.

Палинологические данные к филогении класса однодольных растений. — ДАН СССР, т. 98, № 2, с. 277—280.

(Рец.). G. Erdtman. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An introduction to palynology. I). Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. 539 p. The Chronica Botanica. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. Покрытосеменные. (Введение в палинологию. I). Стокгольм, 1952. — Бот. журн., т. 39, № 2, с. 277—279.

Род глехома — *Glechoma*. — В кн.: Флора СССР. Т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 437—439.

Род гривохвост — *Chaiturus*. — Там же, с. 144—145.

Род панцерия, измодень — *Panzeria*. — Там же, с. 157—160.

Род пустырник — *Leonurus*. — Там же, с. 145—147.

Род стахиопсис — *Stachyopsis*. — Там же, т. 21, с. 108—111.

Род хамесфакос — *Chamaesphacos*. — Там же, с. 243—244.

Sur la phylogénie des Monocotyledones d'apres les données palynologiques. — Comptes rendus des seances et rapports et communications. 8ᵉ International Congres de Botanique. Paris, 1954, sect. 3—6, p. 233.

1955. О работе палинологической секции на VIII Междунар. бот. конгр. (Париж, июль 1954 г.). — Бот. журн., т. 40, № 3, с. 451—457.

Палинологические данные к систематике бананов. — ДАН СССР, т. 101, № 6, с. 1131—1133.

Палинология. — В кн.: БСЭ, т. 31, с. 607.

(Реф.). Цедруп Л. Пыльца для миллионов (о методах механического сбора пыльцы растений, применяемых шведскими пчеловодами). — Индустрия, № 7—8. — Бот. журн., т. 40, № 5, с. 742—743.

Род антиринум, львиный зев — *Antirrhinum*. — Флора СССР. Т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 225—226.

Род киксия — *Kickxia*. — Там же, с. 176—178.

Род льнянка — *Linaria*. — Там же, с. 178—225.

Род хеноринум — *Chaenorrhinum*. — Там же, с. 226—229.

Род цимбалярия — *Cymbalaria*. — Там же, с. 175—176.

Recherches palynologiques en URSS. — Bot. Notiser, vol. 108, N 1, p. 140—141.

1956. К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. — Бот. журн., т. 41, № 8, с. 1212—1216.

Recherches palynologiques en URSS. — Grana palynologica, vol. 1, N 2, p. 3—4.

1957. Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта). — Сб. памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 331—358.

(Рец.). Баранов П. Н. В тропической Африке. Записки ботаника. М.: Изд-во АН СССР. — Бот. журн., т. 42, № 8, с. 1293—1294.

Сем. Фримовые — *Phrymaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 131—133.

1958. Палинологические данные к систематике рода *Alnus* s. l. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 12, с. 167—196.

1959. О видовых определениях пыльцы из третичных отложений. — В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, вып. 4, с. 129—140.

Палинологические коллекции, их задачи и организация. — Бот. журн., т. 44, № 3, с. 337—345.

Palynological data contributing to the history of Liquidambar. — Proceedings IX International Bot. Congress. Montreal, 19—29 August 1959, vol. 2, Abstracts, p. 210—211.

The progress of palynology in the USSR during the period 1955—1959. — Ibid., vol. 2a, p. 19.

1960. О деятельности палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества с мая 1956 по май 1959 г. — Бот. журн., т. 45, № 3, с. 463—466.

О работе палеоботанической секции IX Междунар. бот. конгр. (Монреаль, август, 1959). — Там же, т. 45, № 8, с. 1244—1248.

Пыльца и споры западноафриканских мангров. — ДАН СССР, т. 129, № 2, с. 428—430.

Таксономия, номенклатура и порядок описания ископаемых спор и пыльцы. — В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. М.: Госгеолтехиздат, с. 159—166. (Совместно с Н. А. Болховитиной, В. В. Зауер, Н. Д. Мчедлишвили, И. М. Покровской, Н. К. Стельмак).

Palynological data contributing to the history of Liquidambar. — Pollen et spores, vol. 2, N 1, p. 333—351.

Progress of palynology in the USSR during the period 1955—1959. — Ibid., p. 123—128.

1961. Адресная книга палинологов Советского Союза. Л.: ВБО. 84 с. (Совместно с Л. А. Алешиной).

Палинологические данные к систематике рода *Pistacia*. — Бот. журн., т. 46, № 6, с. 803—814.

Род белокопытник — *Petasites*. — Флора СССР. Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 642—645.

Род мать-мачеха — *Tussilago*. — Там же, с. 641—642.

Род нардосмия — *Nardosmia*. — Там же, с. 645—655.

Род подтельник — *Homogine*. — Там же, с. 654—655.

1962. О деятельности палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества с ноября 1959 по август 1961 г. — Бот. журн., т. 47, № 1, с. 155—158. (Совместно с Д. Б. Архангельским).

Палинологические данные к систематике порядков *Fagales* и *Urticales*. — В кн.: К I Междунар. палинол. конф. (Таксон, США). М.: Изд-во АН СССР, с. 17—25.

Пыльца и споры лигнитовых глин озера Смолино. — Тр. ин-та биологии УФ АН СССР, вып. 28, с. 81—109.

Pollen morphology and phylogeny of Monochlamydeae. — International Conf. on Palynology. Abstracts (Arisona, Tucson, USA).

1963. Всесоюзное палинологическое совещание в Новосибирске 11—15 августа 1963 г. — Бот. журн., т. 48, № 7, с. 1088.

Морфология оболочки пыльцевых зерен. — В кн.: Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Гос. науч.-технич. изд-во литературы по геологии и охране недр, с. 404—411.

Сем. *Alismataceae*. — Там же, с. 613—615. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. *Amaryllidaceae*. — Там же, с. 620—621.

Сем. *Butomaceae*. — Там же, с. 613. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. *Buxaceae*. — Там же, с. 526—527. (Совместно с Е. Ф. Кутузкиной, А. Н. Гладковой).

Сем. *Caesalpiniaceae*. — Там же, с. 541—543. (Совместно с И. А. Ильинской).

Сем. *Cyperaceae*. — Там же, с. 623—626. (Совместно с П. И. Дорофеевым, Т. Н. Байковской, В. А. Самылиной).

Сем. *Dipsacaceae*. — Там же, с. 603—604. (Совместно с Н. В. Кручининой).

Сем. *Hydrocharitaceae*. — Там же, с. 615—616. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. *Juncaceae*. — Там же, с. 623.

Сем. *Liliaceae*. — Там же, с. 619—620.

Сем. *Mimosaceae*. — Там же, с. 540—541. (Совместно с И. А. Ильинской, И. А. Шилкиной).

Сем. *Poaceae*. — Там же, с. 627—628. (Совместно с Т. Н. Байковской, А. Л. Тахтаджяном).

Сем. *Potamogetonaceae*. — Там же, с. 617—618. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. *Smilacaceae*. — Там же, с. 621—622. (Совместно с Т. Н. Байковской).

Сем. *Sparganiaceae*. — Там же, с. 634—635. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

Сем. *Typhaceae*. — Там же, с. 535—536. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

On a hitherto undescribed family belonging to the Amentiferae. — Taxon, N 12, p. 12—13.

1964. Палинологические данные к систематике и филогении сережкоцветных (*Amentiferae*): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л. 29 с.

1965. Палинологические данные в систематике порядка *Betulales*. — Тр. МОИП, т. 23, с. 63—70.

Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). М.: Наука. 215 с.

1966. Апертуры пыльцевых зерен и их эволюция у покрытосеменных растений. — В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, с. 7—14.

Палеоботанические исследования в Индии и сессия палеоботанического общества. — В кн.: Проблемы геологии на XXII сессии Междунар. геол. конгр. М.: Наука, с. 104—111. (Совместно с В. А. Вахрамеевым).

Пыльцевой анализ четвертичных отложений центральной Ферганы в связи с археологическими исследованиями. — Бот. журн., т. 51, № 2, с. 240—244.

(Рец.) Kremp G. O. W. Morphologic encyclopedia of palynology. An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen. Tucson: The University of Arisona Press, 1965. — Бот. журн., т. 51, № 10, с. 1527.

1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л.: Наука. 84 с. (Совместно с Л. А. Алешиной).

Aperture of pollen grains and their evolution in Angiosperms. — Rev. of Palaeobotany and Palynology, vol. 3, N 1—4, p. 73—80.

Palynological data for the history of the *Chloranthaceae*. — Pollen et spores, vol. 9, N 1, p. 95—100.

1969. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор. — Бот. журн., т. 54, № 10, с. 1502—1512.

On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. — Pollen et spores, vol. 11, N 2, p. 333—351.

1971. О журнале «Grana». — Бот. журн., т. 56, № 11, с. 1709—1710.

(Рец.). Japanese Journal of Palynology. Palynological Society of Japan Faculty of Science. Japan: Shizuoka University, 1969. — Там же, с. 1709.

1972. Введение. — В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, с. 3—7.

Органография. — Там же, с. 8—25.

Сем. *Aceraceae* Juss. — Кленовые. — Там же, с. 27—29.

Сем. *Amygdalaceae* D. Don. — Миндальные. — Там же, с. 32—33.

Сем. *Anacardiaceae* Lindl. — Сумаховые. — Там же, с. 33—34.

Сем. *Araliaceae* Juss. — Аралиевые. — Там же, с. 41—42.

Сем. *Aristolochiaceae* Juss. — Кирказоновые. — Там же, с. 43—44.
Сем. *Asteraceae* Dum. (роды *Antennaria*, *Centaurea*, *Echinops*, *Erigeron*, *Gnaphalium*, *Helichrysum*, *Nardosmia*, *Petasites*). — Там же, с. 45—47, 52—57.
Сем. *Berberidaceae* Juss. — Барбарисовые. — Там же, с. 59—60.
Сем. *Betulaceae* S. Gray s. str. — Березовые. — Там же, с. 60—65.
Сем. *Cannabaceae* Endl. — Коноплевые. — Там же, с. 78—79.
Сем. *Caprifoliaceae* Juss. — Жимолостные. — Там же, с. 79—84.
Сем. *Carpinaceae* Kuprian. — Грабовые. — Там же, с. 84—86.
Сем. *Celastraceae* R. Br. — Бересклетовые. — Там же, с. 86—89.
Сем. *Celtidaceae* Link — Каркасовые. — Там же, с. 89—90.
Сем. *Cichoriaceae* Juss. — Цикориевые. — Там же, с. 98—104.
Сем. *Cornaceae* Dum. — Кизиловые. — Там же, с. 108—111.
Сем. *Corylaceae* Mirb. s. str. — Орешниковые, Лещиновые. — Там же, с. 111.
Сем. *Droseraceae* Salisb. — Росянковые. — Там же, с. 117—120.
Сем. *Elaeagnaceae* Juss. — Лоховые. — Там же, с. 120—121.
Сем. *Elatinaceae* Dum. — Повойниковые. — Там же, с. 122.
Сем. *Fagaceae* Dum. — Буковые. — Там же, с. 139—142.
Сем. *Frankeniaceae* S. Gray — Франкениевые. — Там же, с. 142.
Сем. *Haloragaceae* R. Br. — Сланоягодниковые, Галораговые. — Там же, с. 151.
Сем. *Hupphuridaceae* Link — Хвостниковые. — Там же, с. 151.

1973. Значение морфологии пыльцы и спор для филогении растений и спорово-пыльцевого анализа. — В кн.: Проблемы палинологии: Тр. III Междунар. палинол. конф. М.: Наука, с. 21—23.

Морфологическое исследование пыльцы *Drosera*. — Бот. журн., т. 58, № 8, с. 1155—1157.

Pollen morphology within the genus *Drosera*. — Grana, N 13, p. 103—107.

1974. Группа *Cembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным. — Бот. журн., т. 59, № 5, с. 630—644. (Совместно с М. В. Литвинцевой).

1975. (Рец.). Van Campo M., Lugardon B. Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollen de quelques Gymnospermes et Angiospermes. — Pollen et Spores, 1973, vol. 15, N 2. — Бот. журн., т. 60, № 2, с. 298—299.

1976. Взгляд палинолога на происхождение покрытосеменных. — В кн.: Материалы V Московского совещания по филогении растений. М.: Наука, с. 84—86.

Заседание палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества, посвященное исследованию нефти и газа. — Бот. журн., т. 61, № 9, с. 1335.

Краткий очерк состояния основных направлений развития палинологических исследований в СССР (1971—1976 гг.). — В кн.: Палинология в СССР. Статьи советских палинологов к IV Междунар. палинол. конф. (Лакнау, Индия). М.: Наука, с. 5—11. (Совместно с Е. Д. Бойцовой, В. П. Гричуком, Е. Д. Заклинской, М. И. Нейштадтом, А. Ф. Хлоновой).

Морфология пыльцы *Nymphaea* европейской части СССР. — Бот. журн., т. 61, № 11, с. 1558—1563.

Пыльца *Nelumbo caspicum* (DC.) Fisch. и строение ее тетрад. — В кн.: Палинология в СССР. Статьи советских палинологов к IV Междунар. палинол. конф. (Лакнау, Индия). М.: Наука, с. 22—24, 197—198.

1978. Введение. — В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. Л.: Наука, с. 3—6.

Морфологические особенности пыльцы лотоса *Nelumbo*. — В кн.: Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО (Кишинев, 1978). Л.: Наука, с. 143—144. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

Сем. *Loranthaceae* Juss. — Ремнецветниковые. В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. Л.: Наука, с. 24—26.

Сем. *Lythraceae* J. St.-Hill. — Дербенниковые. — Там же, с. 26—28.

Сем. *Malaceae* Small — Яблоневые. — Там же, с. 28—35.

Сем. *Myricaceae* Blume — Восковницевые. — Там же, с. 42—43.

Сем. *Nelumbonaceae* Dum. — Лотосовые. — Там же, с. 43—45.

Сем. *Nupharaceae* Salisb. s. str. — Кубышковые. — Там же, с. 45—46.

Сем. *Nymphaeaceae* Salisb. s. str. — Нимфейные. — Там же, с. 46—50.

Сем. *Oleaceae* Hoffmgg. — Маслиновые. — Там же, с. 50—52.

Сем. *Onagraceae* Juss. — Кипрейные. — Там же, с. 52—55.

Сем. *Paeoniaceae* Rudolphi — Пеоновые. — Там же, с. 56—57.

Сем. *Pistaciaceae* Caruel — Фисташковые. — Там же, с. 61—62.

Сем. *Plumbaginaceae* Juss. — Свинчатковые. — Там же, с. 65—68.

Сем. *Populaceae* (Kimura) Kuprian. — Тополевые. — Там же, с. 81—82.

Сем. *Ranunculaceae* Juss. — Лютиковые. — Там же, с. 93—99.

Сем. *Rhamnaceae* Juss. — Крушиновые. — Там же, с. 99—101.

Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные. — Там же, с. 101—114.

Сем. *Salicaceae* Mirbel — Ивовые. — Там же, с. 119—122.

Сем. *Santalaceae* R. Br. — Санталовые. — Там же, с. 122—124.

Сем. *Staphyleaceae* Lindl. — Клекачковые. — Там же, с. 141—142.

Сем. *Tamaricaceae* Link — Гребенщиковые. — Там же, с. 142—145.

Сем. *Tiliaceae* Juss. — Липовые. — Там же, с. 147—150.

Сем. *Trapaceae* Dum. — Водяные орехи. — Там же, с. 150—151.

Сем. *Ulmaceae* Mirbel s. str. — Ильмовые. — Там же, с. 151—153.

Сем. *Urticaceae* Juss. — Крапивные. — Там же, с. 153—154.

Сем. *Verbenaceae* Jaume — Вербеновые. — Там же, с. 160—161.

Сем. *Vitaceae* Juss. — Виноградовые. — Там же, с. 163—164.

1979. О диморфизме пыльцы *Plumbago europaea* L. (*Plumbaginaceae*). — Бот. журн., т. 64, № 2, с. 184—190.

Палинологические данные к систематике рода *Allium* L. (*Alliaceae* J. G. Agardh). — Там же, № 9, с. 1273—1283. (Совместно с Т. А. Алиевым).

(Рец.). Nilsson S., Praglowski J., Nilsson L. Atlas of pollen grains and spores in Northern Europe. Stockholm: Natur uch Kultur, 1977. 159 p. — Там же, № 1, с. 122—123.

On possibility of the development of tricolpate pollen from monosulcate. — Grana, vol. 18, N 1—4, p. 1—4.

1980. Некоторые идеи об эволюции пыльцы. — В кн.: Палинология в СССР (1976—1980). Статьи советских палинологов к V Междунар. палинол. конф. (Кембридж, Англия, 1980). М.: Наука, с. 44—45.

Оболочка пыльцевых зерен. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (1). М.: Просвещение, с. 45—47.

1981. Палинологические данные о семействе *Chloranthaceae*, его родственных связях и истории расселения. — Бот. журн., т. 66, № 1, с. 3—15.

1982. Морфология пыльцы и ультраструктура палинодермы видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) в связи с систематикой рода. — Бот. журн., т. 67, № 5, с. 581—589. (Совместно с О. В. Черневой).

1983. Введение. — В кн.: Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, с. 3—5.

Морфология пыльцы *Monocotyledoneae* — Однодольных. — Там же, с. 66—70.

Морфология пыльцы современных и ископаемых видов рода *Nelumbo* (*Nelumbonaceae*). — Бот. журн., т. 68, № 2, с. 137—146. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые. — В кн.: Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, с. 70—74.

Сем. *Alliaceae* J. G. Agardh. — Луковые. — Там же, с. 74—80.

Сем. *Amaryllidaceae* Jaume — Амариллисовые. — Там же, с. 80—83.

Сем. *Araceae* Juss. — Аронниковые, Аройдные. — Там же, с. 83—85. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

Сем. *Arecaceae* Sch. Bip. — Пальмовые. — Там же, с. 86.

Сем. *Asparagaceae* Juss. — Спаржевые. — Там же, с. 87—88.

Сем. *Butomaceae* L. C. Rich. — Сусаковые. — Там же, с. 88—89.

Сем. *Cannaceae* Juss. — Канновые. — Там же, с. 89—90.

Сем. *Hydrocharitaceae* Juss. — Водокрасовые. — Там же, с. 112—114.

Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые. — Там же, с. 114—120.

Сем. *Juncaginaceae* L. C. Rich. — Ситниковидные. — Там же, с. 126—127.

Сем. *Lemnaceae* S. F. Gray — Рясковые. — Там же, с. 127.

Сем. *Liliaceae* Juss. s. str. — Лилейные (роды *Asphodeline*, *Bulbocodium*, *Convallaria*, *Eremurus*, *Erythronium*, *Hyacinthella*, *Lilium*, *Majanthemum*, *Paris*, *Polygonatum*, *Tulipa*, *Veratrum*). — Там же, с. 129—134, с. 139—141, с. 141—142, с. 143—144, с. 147—149.

Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые, Орхидные. — Там же, с. 151—158.

Сем. *Pontederiaceae* Kunth — Понтедериевые. — Там же, с. 177—178.

Сем. *Potamogetonaceae* Dumort. — Рдестовые. — Там же, с. 178—181.

Сем. *Ruppiaceae* Hutch. — Руппиевые. — Там же, с. 181—183.

Сем. *Scheuchzeriaceae* Rudolphi — Шейхцериевые. — Там же, с. 183.

Сем. *Sparganiaceae* Rudolphi — Ежеголовниковые. — Там же, с. 184—186.

Сем. *Typhaceae* Juss. — Рогозовые. — Там же, с. 186—188.

Сем. *Zannichelliaceae* Dumort. — Цаникеллиевые. — Там же, с. 188—189.

Сем. *Zosteraceae* Dumort. — Взморниковые. — Там же, с. 189.

Структура пыльцы гнетума — сходство или родство? — Природа, № 12, с. 70—71.

1984. Морфология пыльцевых зерен рода *Gnetum* в связи с вопросами филогении. — В кн.: Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, с. 83—84.

Происхождение и расселение семейства *Chloranthaceae* (по данным палинологии). — В кн.: Проблемы современной палинологии. Статьи советских палинологов к VI Междунар. палинол. конф. (Калгари, Канада. 1984). Новосибирск: Наука, с. 17—19.

Ультраструктура поверхности оболочки пыльцевых зерен некоторых родов семейства *Lemnaceae* и сближаемых с ними родов семейства *Araceae*. — Бот. журн., т. 69, № 12, с. 1656—1662. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

1986. Апертуры ранних покрытосеменных в связи с их происхождением. — В кн.: Тр. VII Московского совещания по филогении растений. М.: Наука, с. 40—41.

Воспоминания палинолога о В. Н. Сукачеве. — В кн.: Владимир Николаевич Сукачев. Очерки, воспоминания современников. Л.: Наука, с. 105—108.

Некоторые вопросы систематики и палиноморфологии видов рода *Convallaria* (*Asparagaceae*). — Бот. журн., т. 71, № 2, с. 185—194.

Ультраструктура ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток и пыльцевых зерен *Gnetum africanum* (*Gnetaceae*). — Бот. журн., т. 71, № 6, с. 750—754. (Совместно с Л. И. Орел, Е. А. Голубевой).

1988. Морфология пыльцевых зерен *Taxus baccata* (*Taxaceae*). — Бот. журн., т. 73, № 5, с. 661—665. (Совместно с З. И. Гумбатовым).

РАБОТЫ, ОТРЕДАКТИРОВАННЫЕ Л. А. КУПРИЯНОВОЙ

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Адресная книга палинологов Советского Союза. Л.: ВБО, 1961. 84 с.

Морфология пыльцы и спор современных растений. — В кн.: Тр. III Междунар. палинол. конф. (СССР, Новосибирск, 1971). Л.: Наука. 112 с.

Морфология пыльцы *Cucurbitaceae*, *Thymelaeaceae*, *Cornaceae*. Л.: Наука, 1971. 279 с. (Совместно с М. С. Яковлевым).

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae* — *Zygophyllaceae*. Л.: Наука, 1978. 184 с.

Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с.

В. Ф. Тарасевич.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 VII 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.55 (023)

Б. М. Миркин. Что такое растительные сообщества? — М.: Наука, 1986. 164 с. Т. 29 500 экз. Ц. 60 к.

A. G. KRYLOV. *B. M. MIRKIN*. WHAT ARE THE PLANT COMMUNITIES. 1986

В популярной серии «Человек и природа» вышла в свет книга, заглавие которой перекликается с названиями известных книг В. Н. Сукачева (1915, 1922, 1926, 1928), брошюры В. В. Алехина (1928) и с темой дискуссии, проведенной в Ботаническом институте АН СССР в 1934 г. Издание адресовано научной молодежи и призвано с позиций популярной в современный период континуальной парадигмы дать доступное изложение основ фитоценологии.

Успешному решению поставленной задачи способствовали литературный талант автора, избравшего образный и темпераментный стиль повествования, его богатый опыт преподавания в Башкирском государственном университете, знание типов растительности Земли. В немалой степени, по нашему мнению, автору помогла и книга Р. Уиттекера «Сообщества и экосистемы» (1980).

Для оправдания методологической тенденциозности изложения основ фитоценологии с позиций экологической индивидуальности видов Б. М. Миркин знакомит читателя с закономерностями эволюции знания путем революционных смен систем научных представлений — парадигм. В кратких заметках по истории фитоценологии он указывает на основные вехи становления и развития представления о растительности как о континууме, едва касаясь прежде господствовавших в геоботанике взглядов, называя их «организмизмом». Здесь уместно вспомнить, что эволюцию принципов фитоценологии ранее более удачно, на наш взгляд, обрисовал В. В. Мазинг (1981) — как последовательную смену формационной, ассоциационной, континуальной и системной парадигм.

Именно задача классификации растительности в течение ряда десятилетий XX в. оплодотворяла мировую геоботанику, и по пониманию основной классификационной категории — ассоциации — различались геоботанические школы. «Организмизм», который Миркин приписывает фитоценологам этой эпохи, ни в коем случае не был общим принципом геоботаники, проявившись лишь на раннем этапе у ряда авторов как тенденция, встречавшая постоянную критику. Повторяемый Миркиным неоправданный эпитет для геоботаники классического толка может лишь ввести в заблуждение молодого читателя.

Также уместно коснуться еще одной историографической особенности автора рецензируемой книги. Рассказывая о творческом пути Л. Г. Раменского, он называет его «бесспорно, самым крупным отечественным фитоценологом XX столетия» (с. 11), книгу Уиттекера «Сообщества и экосистемы» считает лучшим руководством по фитоценологии и экологии, не скупится на похвалы Г. Глизону, Р. Макинтошу, Т. А. Работнову, В. Д. Александровой, А. А. Ниценко, Х. Х. Трассу, В. В. Мазингу, Д. Грайму. Несомненно, речь идет о выдающихся экологах и фитоценологах, но возникает вопрос, неужели Миркин запамятовал о том, что советские геоботаники в маршрутных исследованиях пользуются методикой описания фитоценоза, разработанной Сукачевым, что выдержавшая 4 издания книга Сукачева «Введение в учение о растительных сообществах» была с 1915 и до конца 50-х годов лучшим отечественным руководством, что совер-

шенно аналогичную роль для англоязычных экологов растений сыграли неоднократно переиздававшиеся книги Ф. Клементса и А. Тенсли, а для западноевропейских фитоценологов — руководство Ж. Браун-Бланке. Объективности ради в занимательной книге по фитоценологии эти и другие имена выдающихся отечественных и зарубежных ботаников должны быть упомянуты в историческом экскурсе в позитивном аспекте взамен приведенного неверного представления об «организмизме», господствовавшем якобы в умах фитоценологов на протяжении полувека. Это было бы вполне уместно, поскольку автор книги не преследовал цели вести полемику с классической геоботаникой, а только поддерживал полемический тон чисто стилистическими приемами.

Содержательные разделы, посвященные изложению основ фитоценологии с позиций популяционной экологии (главы 2—6), написаны превосходно. Образность и доходчивость стиля помогают донести непростую логическую связь концепций жизненных стратегий, взаимоотношений растений, гиперпространства ниш, типов местообитаний и видового разнообразия. В порядке замечания по существу можно отметить односторонность изложения конкуренции в сообществе как формы межвидовых взаимоотношений, опосредованных средой. Такой аспект рассмотрения конкуренции действительно создает иллюзию слабой специфичности этой формы взаимоотношений, поскольку для видов растений, играющих в сообществе подчиненную роль, нередко видовая специфика эдификатора не имеет решающего значения. Если же рассмотреть конкурентные отношения в ценопопуляции эдификатора, то в этом случае отпадут все вопросы о специфичности или неспецифичности конкуренции и ее организующей роли в сообществе, поскольку развитие каждой особи в эдификаторной ценопопуляции идет под специфическим контролем соседних особей, а в целом для сообщества именно в этом контроле наиболее сильно проявляется роль эдификатора. Попутно отметим, что в сообществе растения не просто упакованы, как в «переполненном автобусе», но и взаимно угнетены и отстают в росте и развитии от особей, не испытывающих влияния соседей.

С континуальных позиций Миркин знакомит читателя с пространственной структурой, циклической динамикой сообществ и популяциями (главы 7—9). На этом, собственно, и кончается приложение ценопопуляционного подхода к изложению основ фитоценологии, поскольку далее в книге рассматриваются проблемы, для решения которых принцип непрерывности растительности не играет положительной роли. Речь идет о продукционной функции фитоценоза в биогеоценозе (глава 10) и о проблеме классификации растительности (главы 11—14). Касаясь вопросов классификации, Миркин сначала реабилитирует эту задачу даже с позиций убежденных сторонников континуума. В связи с этим он затрагивает множество аспектов, среди которых особенно выделяется проблема естественной классификации растительности, которая в книге обсуждается на фоне полного отрицания генетических подходов к растительности. Автор утверждает, что «историей может обладать лишь флора — совокупность видов, из которых формируются сообщества, но не сами сообщества» (с. 89). Заметим, что в такой категорической формулировке вряд ли следовало высказывать, на наш взгляд, дискуссионную точку зрения. Также далеко не бесспорна оценка «одной из лучших работ Р. Уиттекера — „Классификация естественных сообществ“», которая, по мнению Миркина, отличалась от известной монографии Александровой «Классификация растительности» «большей теоретической глубиной» (с. 94—95). Кстати, книга Александровой вышла не в 1963 г., как пишет Миркин, а в 1969 г., и в ней учтен и теоретически осмыслен опыт мировой геоботаники по проблемам классификации на конец 60-х годов.

Темпераментно и убедительно рассказано о направлении Браун-Бланке и истории проникновения его принципов классификации растительности в советскую геоботанику (главы 12 и 13). Обсуждаемые здесь сложные проблемы Мир-

кину удалось представить вполне популярно, выдерживая достаточный такт в отношении представителей советской эколого-фитоценологической школы.

Уместна в книге глава о жизненных формах растений и обобщенных эколого-структурных единицах растительности — формациях. Правда, и здесь Миркин излагает материал лишь в аспектах, положительно затронутых Уиттекером, Браун-Бланке в молодости и одним из учеников Г. Вальтера. Колоссальный положительный опыт советской геоботаники, обобщенный под руководством Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы в «Карте растительности СССР» и 2-томном пояснительном тексте к ней, странно умалчивается.

Глава 15 вводит читателя в проблемы геоботанического картографирования. В следующей главе также кратко, но содержательно рассказывается об индикационной геоботанике. Довольно обстоятельная глава повествует об исследованиях динамики растительности на примерах из истории американской экологии растений. Следует заметить, что изучение сукцессий в нашей стране шло по существенно иному пути и история этого вопроса не менее интересна и поучительна, чем в североамериканской экологии.

Глава 18 знакомит с отдельными вехами в развитии теории земледелия и агрофитоценологии. Автор книги справедливо акцентирует внимание на многих просчетах и ошибках в науке и практике, удачно вводя читателя в круг проблем современной агрофитоценологии и намечая некоторые перспективные направления. При этом незаслуженно забыт огромный опыт лесоводства, не в полной, но в значительной мере освоенный теорией фитоценологии.

Заканчивая обзор новой популярной книги Миркина, не хочется вслед за автором пытаться отвечать на риторический вопрос — «настолько ли новая парадигма лучше старой, чтобы ломать весь теоретический скелет науки?» (с. 159). Смена парадигм в фитоценологии — реальность. Для нас важны не столько пристрастия тех или иных ученых и научных направлений, сколько их вклад в познание растительности, объективно отражающий те или иные ее свойства.

Популярные книги по фитоценологии крайне необходимы. Миркин обладает завидным талантом ученого-популяризатора. В своем научном творчестве он проявил редкую методологическую подвижность. Надеюсь, что эта его способность поможет при подготовке новой редакции книги устранить ряд существенных субъективных передержек.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Алехин В. В.* Что такое растительное сообщество. М.: Изд. М. и С. Сабашниковых, 1928. 83 с. — *Мазинг В. В.* Смена парадигм и проблема классификации в геоботанике. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности.: Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по классиф. растительности. Уфа, 1981, с. 6. — *Растительный* покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. В 2-х т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — *Сукачев В. Н.* Введение в учение о растительных сообществах. Пг.: Изд. Панафидиной, 1915. 127 с. — *Сукачев В. Н.* О растительных сообществах. 2-е изд., доп. Пг.; М., 1922. 119 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. 3-е изд., перераб. и доп. Л.; М.: Книга, 1926. 240 с. — То же. 4-е изд., доп. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

А. Г. Крылов.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 21 IV 1987.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 502.753 (47+57)

О СЕССИИ НАУЧНОГО СОВЕТА АН СССР ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

(СЫКТЫВКАР, 26—28 МАЯ 1987 г.)

E. A. TROYITSKAYA, E. G. STEPANOVA. ON THE SESSION OF THE SCIENTIFIC COUNCIL OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES OF RATIONAL UTILIZATION, TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD»

26—28 мая 1987 г. в Сыктывкаре на базе Института биологии КНЦ УО АН СССР проходила очередная сессия научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». В работе сессии приняли участие ботаники из 14 союзных республик (около 160 человек). Наиболее многочисленными были делегации Сыктывкара, Ленинграда и Москвы. Подготовку и проведение сессии осуществили Институт биологии КНЦ УО АН СССР и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН АН СССР).

Программа сессии включала четыре пленарных заседания и одно рабочее совещание. Четыре секции совета провели секционные заседания, не предусмотренные программой, так как возникла необходимость обсудить некоторые неотложные вопросы.

Открыл сессию заместитель председателя научного совета Л. Ю. Буданцев. В своем вступительном слове он подчеркнул, что в ответственное время перестройки перед ботаниками нашей страны стоит серьезная задача — наметить приоритетные направления в науке, обеспечить быстрейшее развитие фундаментальных разделов ботаники и всемерно способствовать использованию результатов ботанических исследований в практике народного хозяйства.

С приветственным словом к собравшимся обратился заместитель председателя Совета Министров Коми АССР П. И. Поздеев. Он отметил, что республика богата природными ресурсами, но они находятся в экстремальных условиях и плохо восстанавливаются, поэтому биологическая рекультивация земель, лесовосстановление и охрана растительного мира имеют первостепенное значение для республики.

С докладом об ускорении научно-технического прогресса и задачах, поставленных XXVII съездом КПСС перед ботанической наукой, выступил заместитель председателя научного совета **Р. В. Камелин.** Он обосновал необходимость опережающего развития фундаментальных исследований, определил приоритетные направления ботаники, рекомендовал создать по этим направлениям комплексные межведомственные программы, выделив ведущие (головные) учреждения по ним. Камелин охарактеризовал главные направления прикладных ботанических исследований, которые должны развиваться на основе фундаментальных разработок. Докладчик отметил, что для сохранения широты фундаментальных и дальнейшего развития прикладных исследований необходимы более эффективная координация научных работ, повышение роли головных институтов и университетов, усиление специализации по регионам. В связи с тем что в биологии очень остро стоит вопрос о квалифицированных кадрах, необходимо создание временных научных коллективов на межведомственной основе или на базах институтов.

Научный совет постановил обеспечить развитие приоритетных направлений — теории эволюции, онтогенеза, теории экологических систем, а также теории ресурсов растительного мира, их рационального использования и охраны; считать важнейшими задачами приклад-

ных исследований разработку проблем экологического прогнозирования по растительному покрову, создание государственных кадастров по различным категориям ресурсов, фитомелиорацию и рекультивацию угодий, исследование генофонда диких сородичей культурных растений и доноров устойчивости к неблагоприятным условиям среды, изучение грибных повреждений сырья, продуктов и материалов, а также проблему новых культур.

С отчетным докладом о деятельности ботанических учреждений СССР в 1986 г. выступил заместитель председателя научного совета **П. Д. Соколов.** Он изложил основные результаты исследований, проведенных ботаниками Советского Союза в отчетном году, кратко сообщил о научно-организационной работе совета и его отделений. Полный отчет о научной и научно-организационной деятельности совета был опубликован до открытия сессии.

Обсудив отчет и доклад Соколова, участники сессии одобрили работу, проделанную учреждениями в 1986 г.

Об итогах и перспективах геоботанических исследований в таежной зоне европейской части СССР говорил в своем докладе заместитель председателя совета **В. И. Василевич.** Он остановился на достижениях и недостатках исследований последнего времени, отметил, что в результате стационарных исследований были собраны данные по биологической продуктивности некоторых наиболее важных типов лесов, лугов и в меньшей мере болот. Слабее изучалась динамика растительности, мало внимания уделялось выявлению движущих сил сукцессий. Принципиально нового в познании механизма сукцессий в этот период достигнуто не было. Увеличилось число работ, посвященных структуре растительных сообществ, в особенности лесных. В области классификации растительности существенного прогресса за это время не произошло.

С докладом «Вклад ботаников в развитие производительных сил европейского Северо-Востока. Фундаментальные и прикладные аспекты» выступила директор Института биологии КНЦ УО АН СССР **М. В. Гецен.** Она осветила развитие биологических исследований в Коми крае, сообщила о достижениях флористов, альгологов, об успешно начатых бриологических работах, о результатах комплексных работ по физиологии растений, об изучении генофонда местных и интродукции кормовых растений. Наиболее подробно Гецен остановилась на многогранных геоботанических исследованиях: всестороннем изучении лесов, занимающих обширные территории республики; классификации болот и лугов. В докладе представлены сведения об участии ботаников Коми АССР в создании заказников и генетических резерватов, в выявлении и охране редких видов растений, о разработке способов рекультивации техногенно нарушенных территорий. С сожалением было отмечено отсутствие в республике работ по изучению лишайников и грибов.

Второе пленарное заседание было посвящено детальному обсуждению ботанических исследований, проводимых на европейском Северо-Востоке. В докладе **В. А. Мартыненко, Б. И. Груздева, В. М. Шмидта** и **О. В. Ребристой** были освещены результаты флористических работ, выполненных в регионе с середины XIX в. до наших дней. Основные задачи в области изучения флоры: дальнейшее исследование слабоизученных во флористическом отношении районов (Урала, Приуралья, Малоземельской и частично Большеземельской тундры, лесотундры и севера тайги), кариологическое изучение критических и сложных в таксономическом отношении, а также эндемичных видов; создание банка флористических данных по сосудистым, а затем и споровым растениям региона; определение степени воздействия на флору отдельных районов антропогенных факторов; практические рекомендации по фиторекультивации и охране редких видов и растительных сообществ.

В докладе о перспективах развития комплексных эколого-биологических исследований лесных фитоценозов в Коми АССР **Г. М. Козубов** подчеркнул, что в условиях республики, 92 % которой занято лесами, исследования по проблемам леса нужно развивать, особенно в области комплексного изучения лесных фитоценозов, накопления в них биоресурсов, эффективного их использования и повышения продуктивности. Для повышения продуктивности первоочередное значение имеют хозяйственные мероприятия, направленные на улучшение теплового режима почв и обогащение их элементами питания. Важную роль в повышении продуктивности играет лесная селекция, опирающаяся на сортовое семеноводство. В настоящее время осуществляется селекционная инвентаризация лесов республики, производится закладка первых двух постоянных лесосеменных плантаций. Большое внимание уделяется

изучению репродуктивной сферы древесных пород. Докладчик считает, что при разработке перспективных планов освоения лесных ресурсов северных регионов следует установить определенные границы продвижения лесозаготовок на Север, где леса играют биосферную защитную роль, а в лесоэксплуатационной зоне определять возможные объемы лесопользования с учетом экологической роли лесов, а не только по таксационным и экономическим показателям.

Результаты исследований по фотосинтезу и фотосинтетическому метаболизму углерода арктических растений рассмотрены в докладе **С. К. Назарова, Т. К. Головко, В. М. Швецовой** «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза на Севере (итоги и перспективы)».

В докладе «Охрана растительных сообществ и проблемы мониторинга на европейском Северо-Востоке СССР» (**Н. И. Непомилуева, О. Н. Мироненко**) было охарактеризовано положение в Коми АССР и Архангельской области. Обращалось внимание на то, что практически нет охраняемых территорий в зонах тундры и лесотундры, которые вместе составляют 10 % территории республики. Очень мало охраняемых территорий в северной тайге, южной части средней тайги и южной тайге. Наиболее благоприятное положение в подзонах северной и средней тайги (около 1300 тыс. га охраняемых территорий). Проектируется увеличить число заповедных территорий.

Сейчас геоботаники КНЦ УО АН СССР проводят повторное обследование ботанических заказников. В некоторых из них отмечены факты нарушения установленных режимов охраны. Это очень тревожное явление до сих пор не имело места в республике.

С докладом о поисках и изучении новых культур для декоративного садоводства Коми АССР выступила **Г. А. Волкова**. Она отметила, что с появлением в республике крупных промышленных центров все большее значение приобретают зеленое строительство и декоративное садоводство с широким использованием интродуцентов, так как флора европейского Северо-Востока бедна декоративными видами. В ходе интродукционных изысканий Ботанический сад КНЦ УО АН СССР накопил богатую коллекцию живых растений (более 1800 образцов в открытом грунте и около 400 образцов в оранжерее).

Научный совет одобрил направления и результаты научных работ, выполняемых Институтом биологии КНЦ УО АН СССР и Сыктывкарским государственным университетом им. 50-летия СССР в области ботаники. Отметил исключительную народнохозяйственную ценность работ, проводимых в Институте биологии КНЦ УО АН СССР по изучению споровых растений (особенно водорослей), как важнейших компонентов в формировании экосистем Крайнего Севера. Сессия высоко оценила результаты работ Института биологии КНЦ УО АН СССР, Ботанического института АН СССР, Ленинградского и Сыктывкарского университетов по изучению флоры северо-востока европейской части СССР, исследованию действия различных экологических факторов (в том числе радиации) на морфогенез, изучению субклеточной организации вегетативных и репродуктивных органов древесных растений; работы Сыктывкарского университета по рекультивации земель, углубленному морфолого-систематическому изучению современных голосеменных; по созданию в Коми АССР сети охраняемых природных территорий, по разработке и публикации списка охраняемых видов растений; работы по интродукции на территории республики новых кормовых и декоративных растений, по разработке научно обоснованных приемов декоративного оформления города.

На третьем пленарном заседании с докладом «Функциональная анатомия растений и ее возможные выходы в практику народного хозяйства» выступила **М. Ф. Данилова**. С помощью новых методических подходов, в первую очередь электронной микроскопии, интенсивной разработке подверглись проблемы взаимосвязи структуры и функции, вопросы развития тканей в онтогенезе растений, клеточной дифференциации. Ведущим центром исследований по функциональной анатомии в СССР является БИН АН СССР, где проведен значительный цикл исследований, в котором по единому плану дана детальная характеристика ультраструктуры всех основных органов и тканей высших растений.

Результаты фундаментальных исследований используются при разработке прикладных проблем. Функциональная анатомия дает возможность прогнозировать развитие растений, подвергшихся воздействию вредных факторов. Большое внимание должно быть уделено фито-

патологии и поиску средств борьбы с заболеваниями, разработке способов хранения и транспортировки сочных плодов.

Э. С. Терехин в своем докладе «Перспективы репродуктивной биологии растений» детально проанализировал положение дел, сложившееся за последние годы в разработке проблем репродуктивной биологии и их связи с более общими биологическими проблемами. Особое значение автор придает интегрирующей роли репродуктивных стратегий, имеющих определенное влияние на выбор «горячих точек» в изучении процессов репродукции, на которых и сосредоточиваются интересы ученых, ведущие к прогрессу науки. Как полагает автор, синтез результатов исследований в соответствующих «горячих точках» репродуктивной биологии позволит на новой основе подойти к решению наиболее общей проблемы — видообразования. Были отмечены 3 условия, способствующие этому: интегрированное изучение репродуктивных процессов у экологически различных групп растений; выделение модельных объектов и единых методов исследования, что позволит сравнивать результаты; организация структурных подразделений в заинтересованных учреждениях, нацеленных на интегрированное изучение процессов репродукции.

В докладе **М. С. Боч** и **В. В. Мазинга** «Ресурсы болот СССР: основные проблемы изучения и оценки» было отмечено, что увеличивающееся с каждым годом использование болот должно опираться на научную оценку их ресурсов. Докладчики предложили систему этих ресурсов.

С большим вниманием был заслушан доклад **Б. А. Юрцева** «Особенности растительного покрова острова Врангеля».

27 мая состоялось рабочее совещание «О подготовке монографии „Растительность СССР”». В совещании приняло участие 45 человек. С докладом «Принципы построения и состояние работ над „Растительностью СССР”» выступил **В. И. Василевич.** Он подытожил проделанную работу над томами, посвященными лесной растительности, а также остановился на основных проблемах, возникших при построении монографии по типологическому принципу. С докладами выступали **А. Г. Крылов** («Классификация сибирских кедровых лесов») и **Ю. Р. Шеляг-Сосонко** («Классификация широколиственных лесов Русской равнины»). В ходе обсуждения докладов был выявлен основной круг проблем, стоящих перед авторами монографии: объем и содержание таких единиц растительности, как тип и формация, принципы выделения, объем, основные характеристики ассоциации и отражение ее географии, вопросы увязки региональных классификационных схем разных авторов и др.

Одновременно с рабочим совещанием проходили заседания секций альгологии, бриологии, структурной ботаники, охраны растительного мира.

Альгологи заслушали и обсудили доклад **М. В. Гецен** об альгологических исследованиях в Коми АССР, а также сообщения об основных направлениях альгологических исследований в БИН АН СССР, в Лаборатории лесоведения АН СССР, в Институте биологии ЯФ СО АН СССР, в Институте ботаники АН АзССР, в Сыктывкарском, Пермском, Кишиневском университетах, Кировских сельскохозяйственном и педагогическом институтах.

По предложению альгологов научный совет постановил: считать одним из наиболее актуальных направлений в отечественной альгологии монографическое изучение отдельных систематических групп водорослей, в первую очередь наиболее важных в народнохозяйственном отношении, и продолжение изучения всесоюзной флоры водорослей; считать необходимым всемерное развитие в Институте биологии КНЦ УО АН СССР полевых и экспериментальных работ по изучению роли водорослей в формировании экосистем Крайнего Севера, обеспечив это направление исследований необходимыми кадрами специалистов.

На заседании секции бриологии шла речь о подготовке «Списка мохообразных Советского Союза» и издания «Редкие виды мохообразных СССР». Р. Н. Шляков обосновал необходимость выпуска справочника по мохообразным Советского Союза и высказал свои конкретные предложения относительно порядка составления «Списка. . .». С дополнениями и предложениями выступили Л. А. Волкова, У. К. Маматкулов, Н. А. Константинова, Л. В. Бардунов. В ходе обсуждения распределили основные систематические группы мхов и закрепили их за авторами. Постановили назначить ответственным редактором «Списка. . .» Р. Н. Шлякова.

О подготовке издания «Редкие виды мохообразных СССР» доложил Л. В. Бардунов. Присутствующие обсудили список редких видов мохообразных, предложенный для 3-го издания Красной книги СССР. Принято решение: поручить О. А. Дружининой (ВНИИприрода)

собрать недостающие сведения по редким видам; поручить Л. В. Бардунову определить авторов редких видов и подготовить проект «описания» вида для издания «Редкие виды мохообразных СССР».

На заседании секции структурной ботаники обсуждалась необходимость разработки целевых межведомственных программ. Принято решение: поручить Э. С. Терехину организовать разработку проекта программы по репродуктивной биологии; Т. Б. Батыгиной и О. Т. Демкиву — программы по экспериментальному морфогенезу. Проекты программ представить на рассмотрение следующей сессии научного совета.

Рассмотрен вопрос о подготовке серии работ по анатомии и эмбриологии растений. Признано целесообразным издать «Атлас по карпологии, цитологии и эмбриологии кукурузы», монографии «Цитоэмбриология сахарной свеклы», «Биология и технология сочных плодов».

Участники заседания поддержали инициативу Академии наук Молдавской ССР по созданию экспериментального комплекса «Карпотрон» и решили провести в 1989 г. в Кишиневе Всесоюзную конференцию по теоретической и прикладной карпологии.

На заседании секции «Охрана растительного мира» рассмотрены предложения по программе секции на VIII Делегатском съезде ВБО в 1988 г., принято предложение организовать два заседания: по природоохранному картографированию и по городской и индустриальной ботанике. Обсуждены наиболее острые проблемы по регионам (Коми АССР, Казахской ССР, Латвийской ССР). Намечен план мероприятий в связи с подготовкой «Закона об охране растительного мира» и организацией Госкомитета по охране природы.

28 мая на заключительном пленарном заседании В. Н. Тихомиров зачитал проект решения сессии. В прениях с обсуждением докладов и проекта решения выступили Л. Ю. Буданцев, В. Н. Тихомиров, Э. Х. Пармасто, А. В. Куминова, М. А. Бондарцева, Б. Т. Матиенко, Н. С. Голубкова, В. Д. Гаджиев, У. К. Маматкулов, В. О. Казарян, Л. И. Орёл, Л. Я. Курочкина, К. З. Закиров, А. В. Домбровская, А. А. Чеботарь, Б. А. Юрцев, А. Г. Крылов. Они говорили о слабом техническом оснащении ботанических исследований, недостаточном использовании дистанционных методов, необходимости быстрейшего развития биотехнологии (фитотехнологии) и создания экологической экспертизы. В выступлениях звучала тревога о недостатке квалифицированных кадров по многим направлениям ботаники. Куминова привела примеры научно-популярных ботанических работ чрезвычайно низкого качества и обратилась с призывом к ботаникам значительно повысить уровень таких изданий. Выступавшие говорили о путях улучшения координации ботанических исследований и вынесли благодарность оргкомитету за прекрасную организацию сессии и ботанических экскурсий (в Ботанический сад СГУ и по р. Вычегде).

Е. А. Троицкая, Е. Г. Степанова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VIII 1987.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

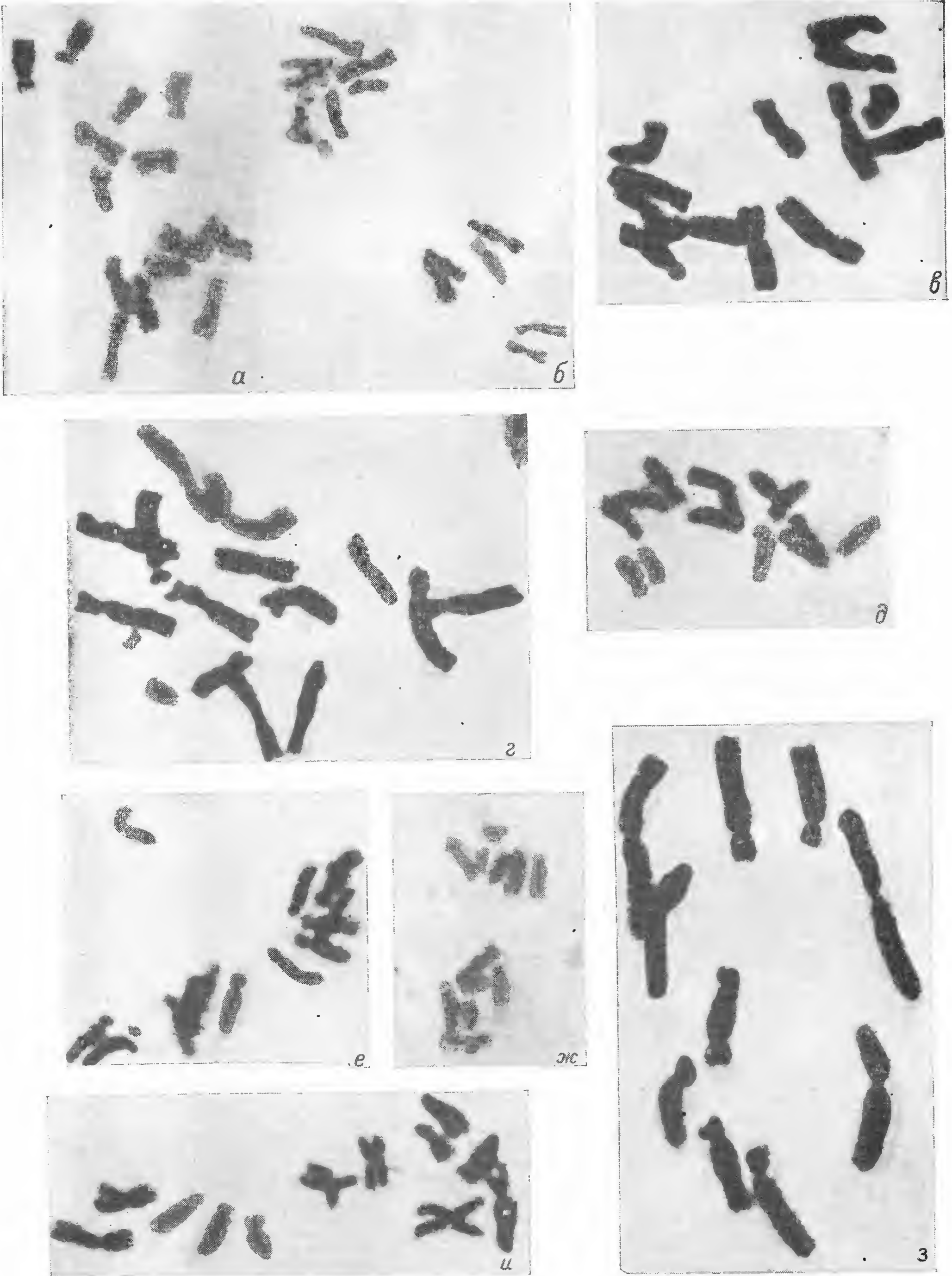
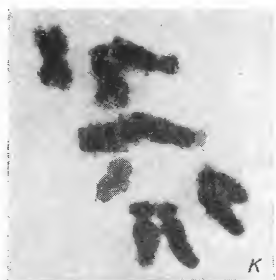
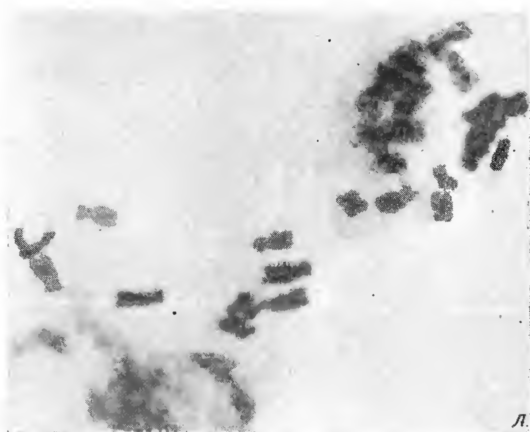


Таблица. Метафазные пластинки видов рода *Vicia*.

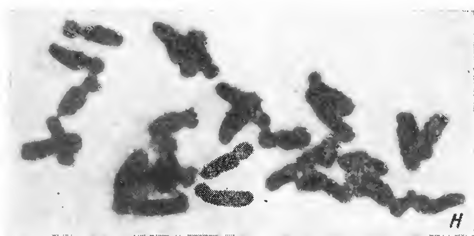
а — *V. hirsuta*, *б* — *V. tetrasperma*, *в* — *V. balansae*, *г* — *V. truncatula*, *д* — *V. grandiflora*, *е* — *V. sepium*, *ж* — *V. angustifolia*, *з* — *V. ciliatula*, *и* — *V. cassubica*, *к* — *V. semiglabra*, *л* — *V. alpestris* (2n=28), *м* — *V. alpestris* (2n=42), *н* — *V. cracca*, *о* — *V. tenuifolia* (2n=12), *п* — *V. tenuifolia* (2n=24).

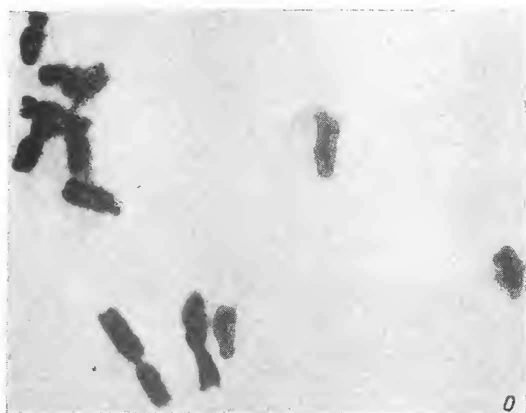
К с. 642













Продолжение табл.

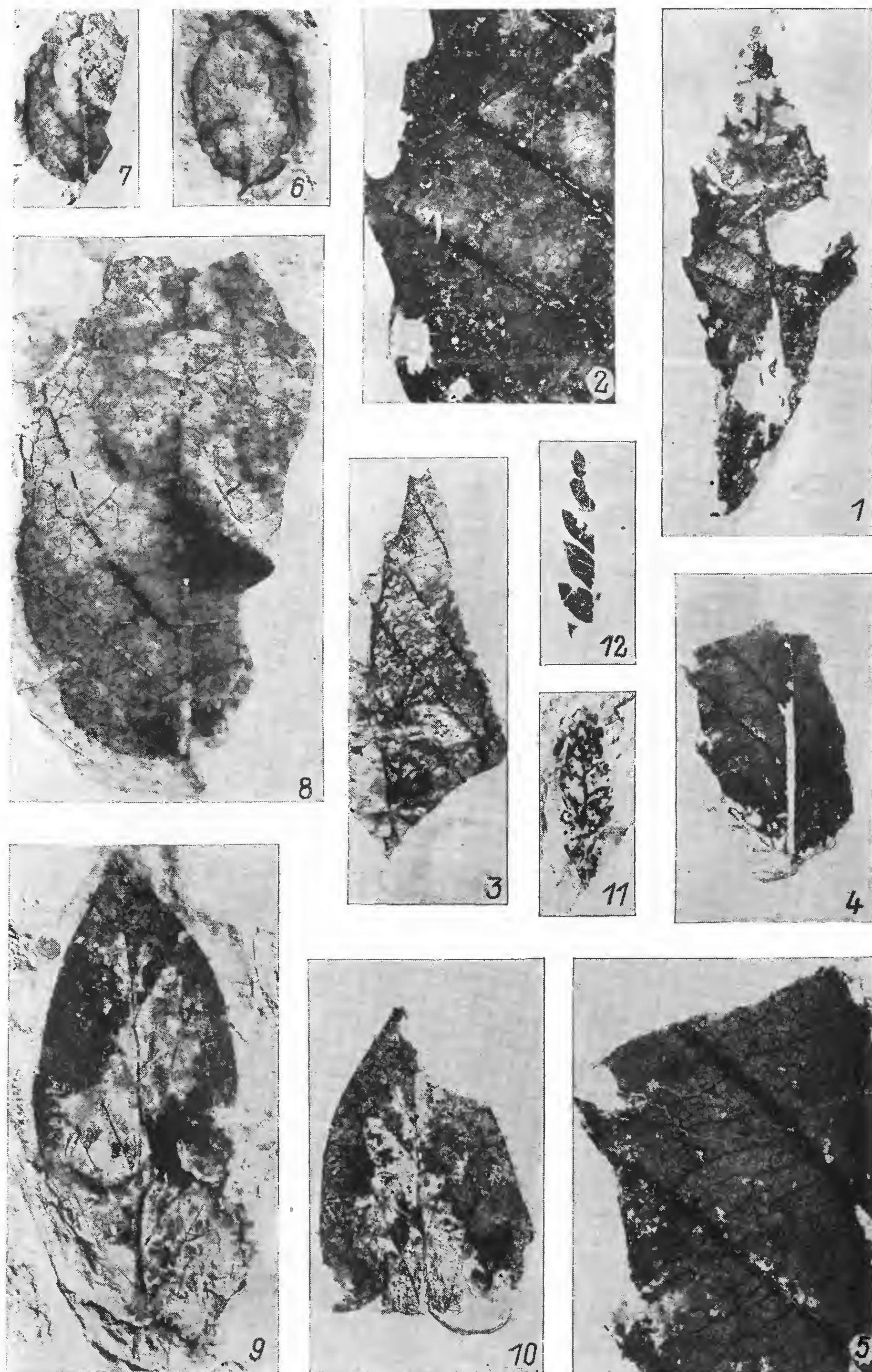


Таблица I. *Castanea gigas* (*1—5*), *Parrotia pristina* (*6—8*), *Daphne princeps* (*9*, *10*), *Comptonia acutiloba* (*11*, *12*).

1 — отп. 1, нат. вел.; *2* — его деталь, ×3; *3* — отп. 3, нат. вел.; *4* — отп. 9, нат. вел.; *5* — его деталь, ×3; *6* — отп. 35, нат. вел.; *7* — его противоотпечаток 35а, нат. вел.; *8* — он же, ×3; *9* — отп. 38, нат. вел.; *10* — его противоотпечаток 38а, нат. вел.; *11* — отп. 41, нат. вел.; *12* — отп. 42, нат. вел.

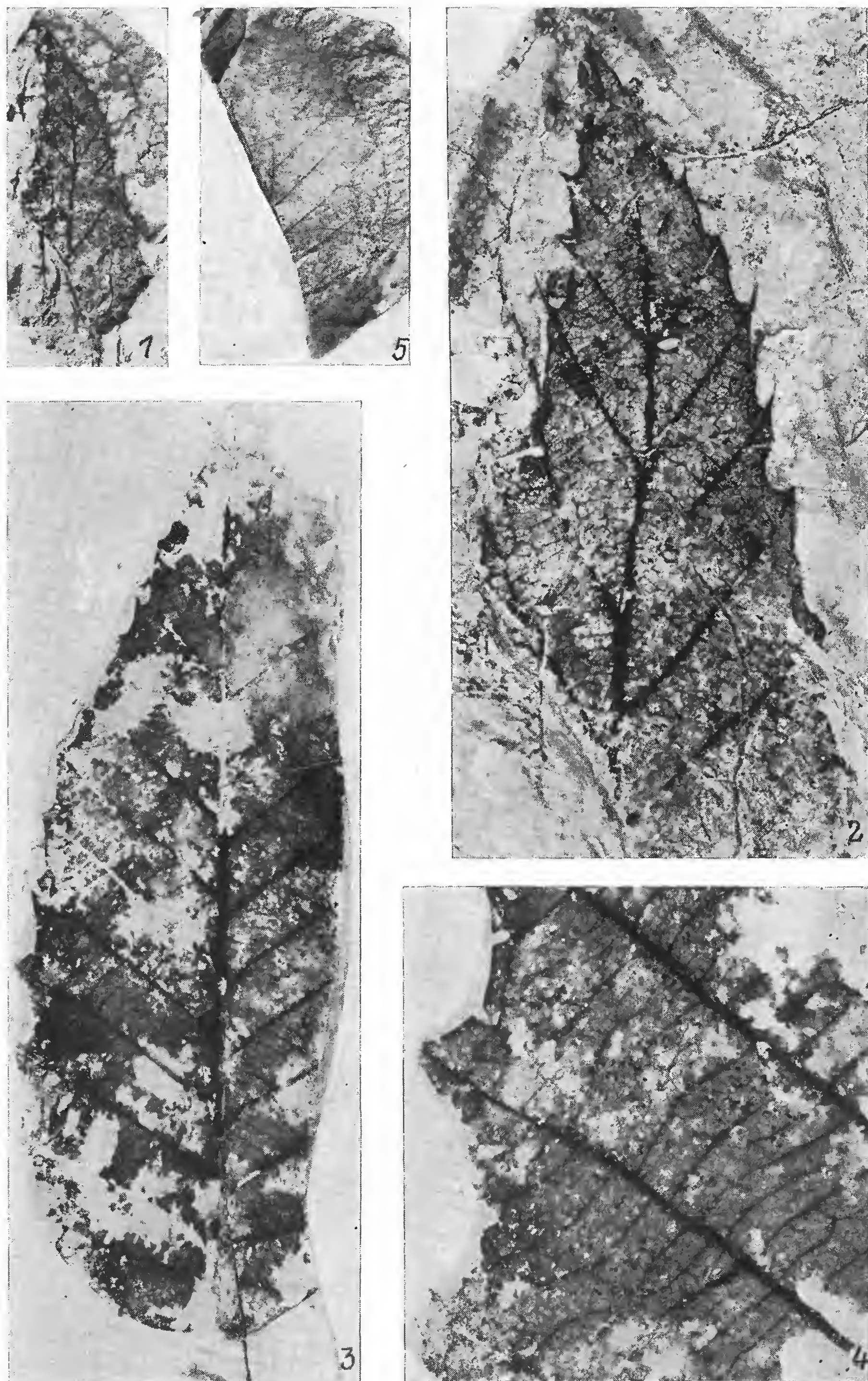


Таблица II. *Quercus kubinyi* (*1*, *2*), *Castanea gigas* (*3*, *4*), *Fagus* cf. *attenuata* (*5*).
1 — отп. 2, нат. вел.; *2* — он же, ×3; *3* — отп. 32, нат. вел.; *4* — его деталь, ×3; *5* — отп. 37, нат. вел.

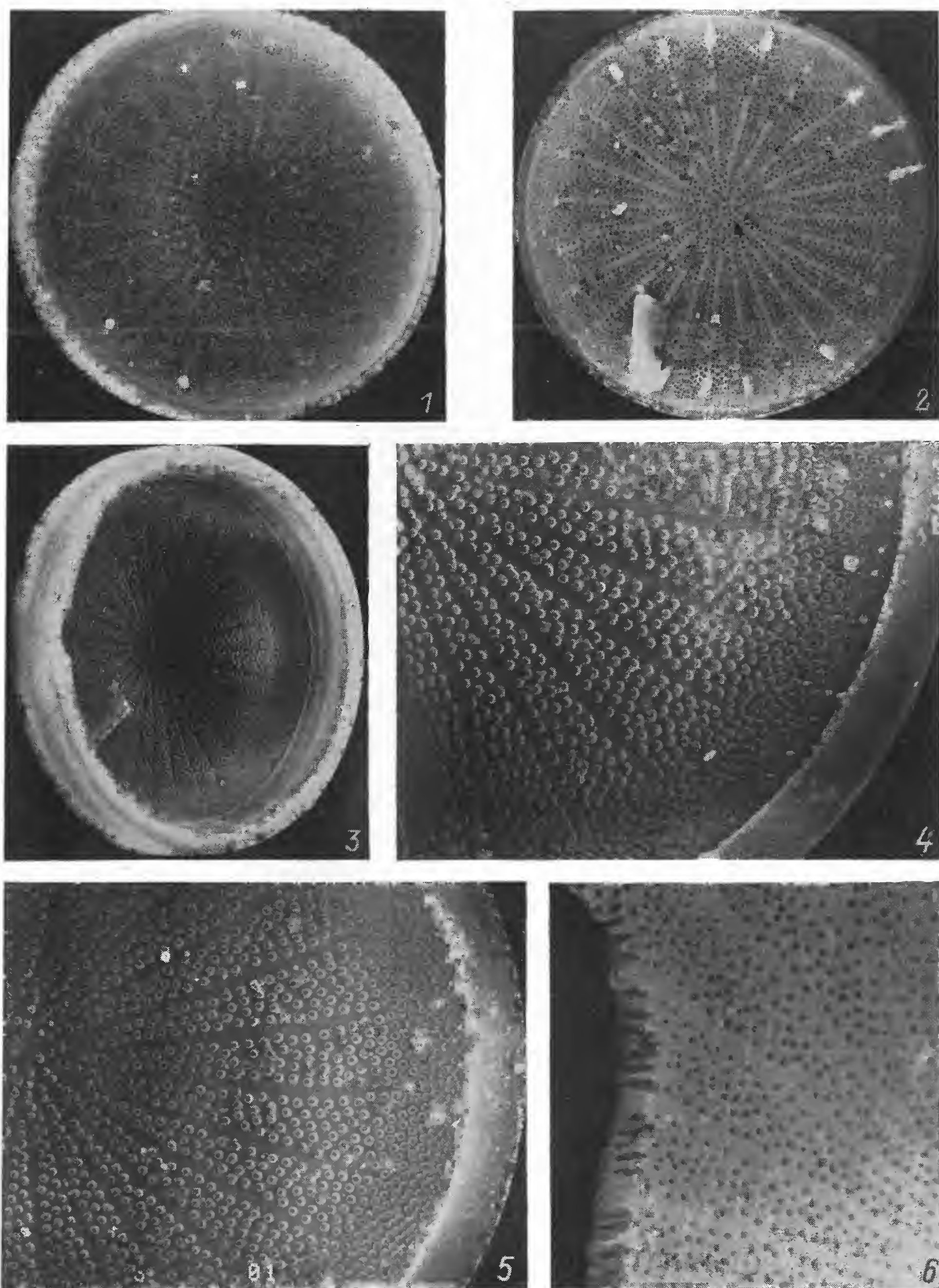


Таблица I. *Stephanodiscus carconensis* var. *carconensis* (СЭМ).

1, 2 — структура наружной поверхности створки; *3* — структура внутренней поверхности створки с кольцом двугубых выростов; *4, 5* — фрагмент внутренней поверхности створки с кольцом краевых выростов с тремя опорами в основании гиалиновых полос на загибе; *6* — фрагмент наружной поверхности створки с локулярными ареолами.

К с. 661

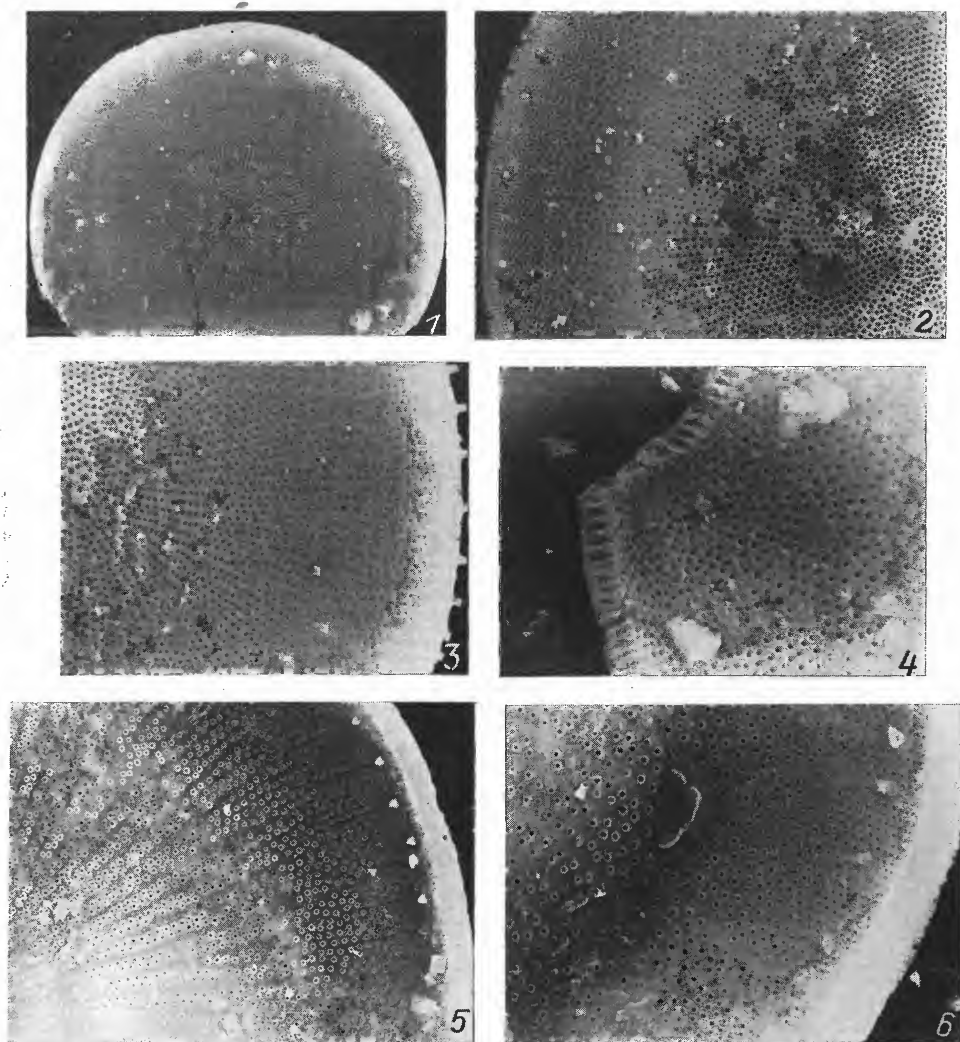


Таблица II. *Stephanodiscus immensus* sp. nov. (СЭМ).

1 — структура наружной поверхности створки; *2*, *3* — фрагменты наружной поверхности-створки и ее загиба; *4* — фрагмент наружной поверхности створки с локулярными ареолами; *5*, *6* — фрагмент внутренней поверхности створки с краевыми выростами с тремя опорами в основании гиалиновых полос на загибе и одним-двумя двугубыми выростами.

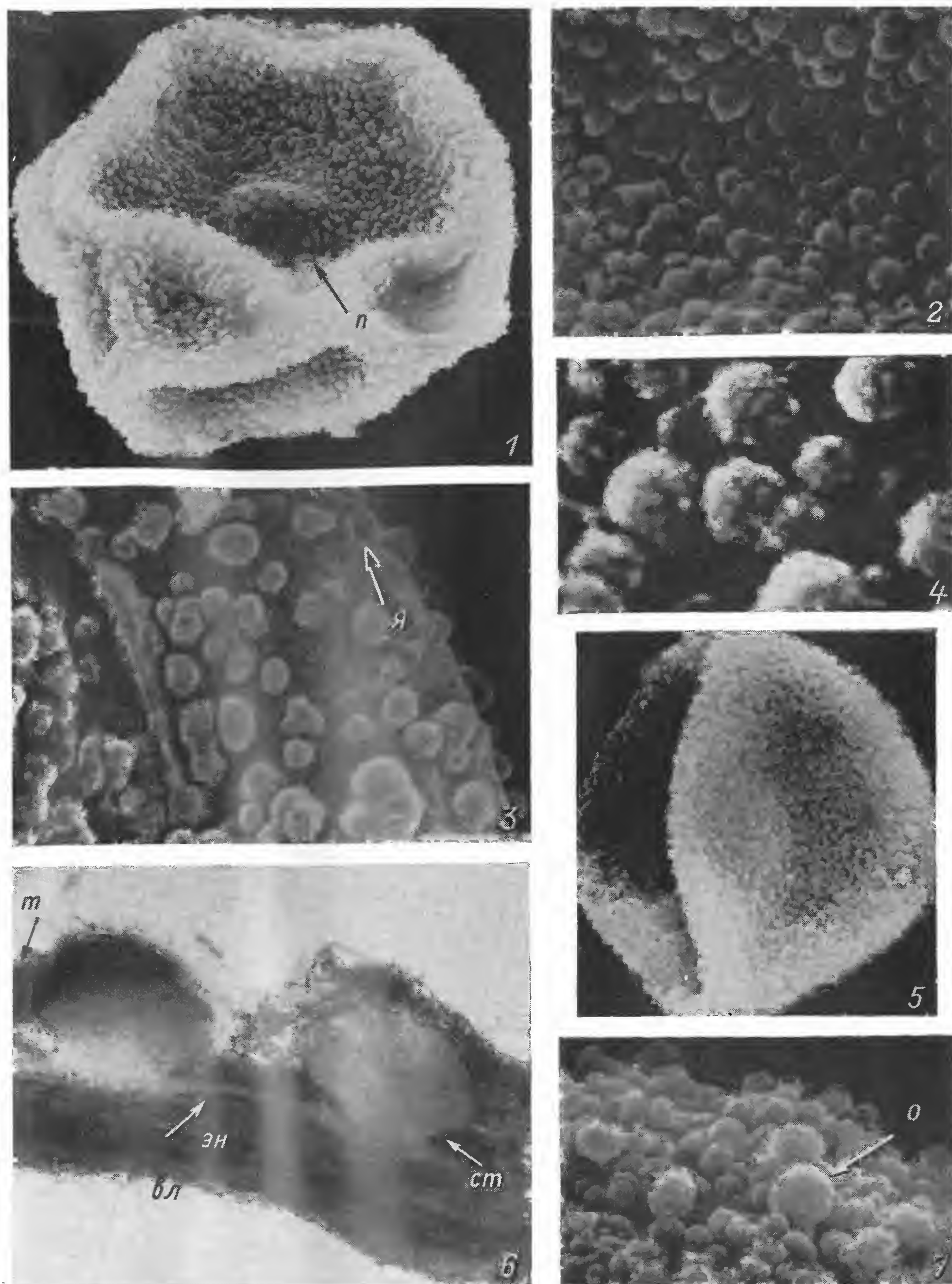


Таблица I. *Taxus baccata* var. *caucasica*.

1 — Пыльцевое зерно с дистальной стороны. Видна погруженная лептома, в центре которой расположена папилла в форме широкого бугорка, Талыш, ×3000; *2* — поверхность экзины со сферическими и полусферическими расставленными гранулами, Талыш, ×10 000; *3* — поверхность экзины с расставленными разноразмерными гранулами и ямками, следами их углублений в нэкзину, Талыш, ×15 000; *4* — орбикулы на поверхности экзины со сглаженно-бугорчатой скульптурой, Талыш, ×40 000; *5* — общий вид пыльцевого зерна с глубоко запавшей лептомой, Малый Кавказ, ×3000; *6* — строение палинодермы — гранулы: одна на коротком стерженьке, другая без стерженька, на поверхности экзины выше гранул фибриллярный тапетальный материал (трифина), Малый Кавказ, ×40 000 (срез изготовлен Т. Д. Суровой и З. И. Гумбатовым); *7* — поверхность экзины с гранулами и расположенными выше более крупными орбикулами, ×10 000. *т* — фибриллярный тапетальный материал (трифина), *вл* — верхняя ламелла, *эн* — эндэкзина, *я* — ямка, *п* — папилла, *о* — орбикула, *ст* — стержень.

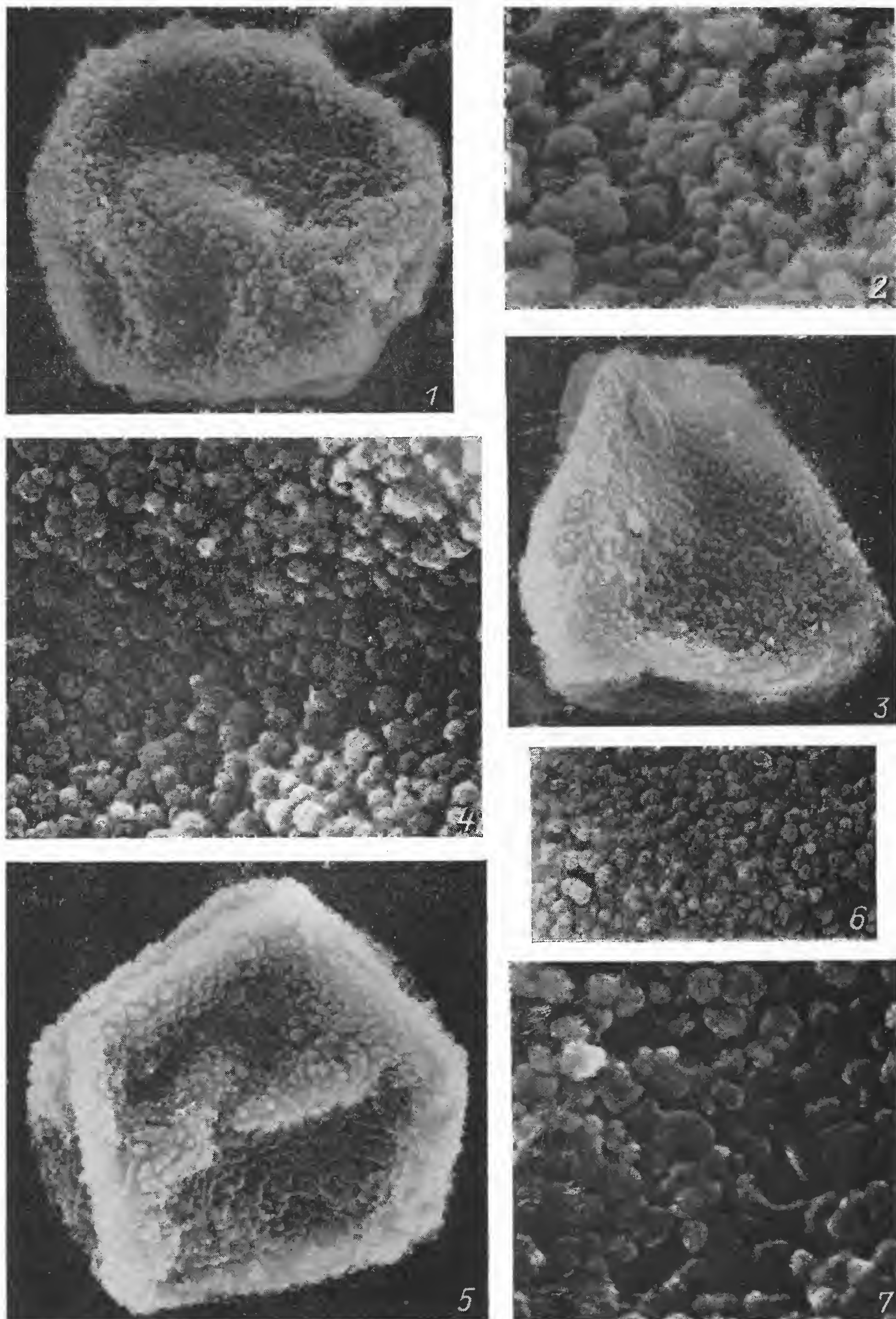


Таблица II. *Taxus baccata* var. *caucasica*.

1 — Общий вид пыльцевого зерна, Малый Кавказ, ×3000; *2* — *T. baccata*, поверхность экзины, Англия, ×10 000; *3* — общий вид сильно деформированного пыльцевого зерна, Англия, ×3000; *4* — поверхность экзины; гранулы большей частью раздельные, Австрия, ×10 000; *5* — общий вид деформированного пыльцевого зерна, Австрия, ×3000; *6* — поверхность экзины, плотно расположенные гранулы, ФРГ, ×5000; *7* — поверхность экзины; гранулы, часто слившиеся по 3 и 4 вместе, ФРГ, ×10 000.

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ!

Начиная с № 1 1989 г. в «Ботаническом журпале» пристатейные библиографические списки будут оформляться по ГОСТу 7.1—84.

Редакция журнала просит авторов при направлении статей в печать составлять списки литературы в строгом соответствии с требованиями ГОСТа.

ПРИМЕРНЫЕ ОБРАЗЦЫ БИБЛИОГРАФИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ

1. Книга, однотомное издание

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с.

2. Статьи из книги

Тахтаджян А. Л. Семейство *Melanthiaceae* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 60—69.

3. Статьи из газеты, журнала

Григорьев Ю. С. Новые данные по экологии ежи сборной // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 1. С. 3—16.

4. Депонированная научная работа

Ковтонюк Н. К. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Jancaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786—В86.

5. Авторефераты диссертаций

Мамисашвили К. Д. Типы лесов Лагодехского заповедника: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1953. 42 с.

1 р. 90 к.

Индекс
70056